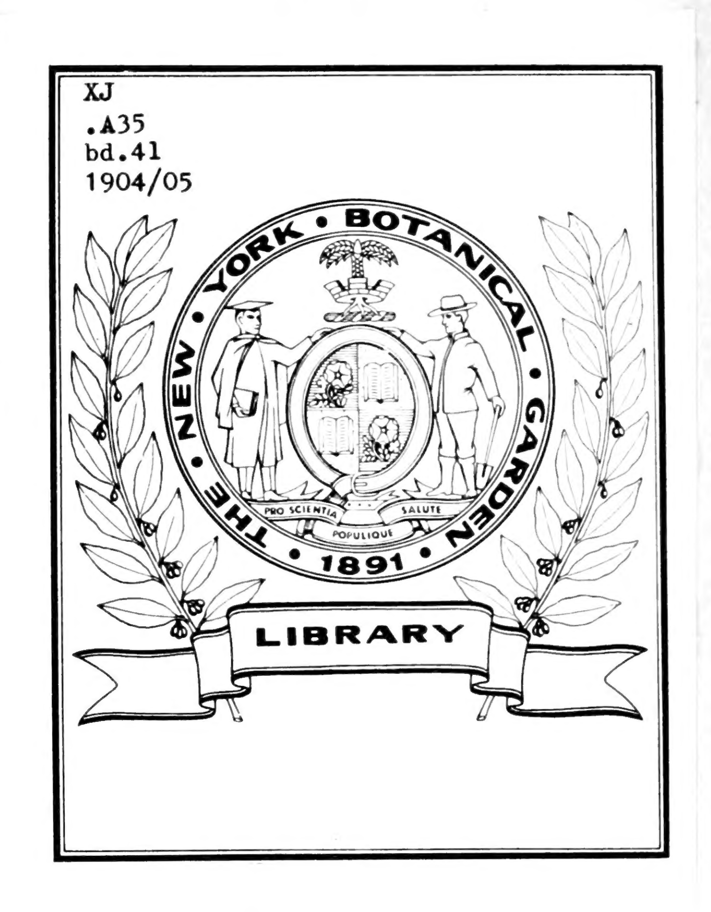








JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Einundvierzigster Band

Mit 5 lithographierten Tafeln und 93 Textabbildungen

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

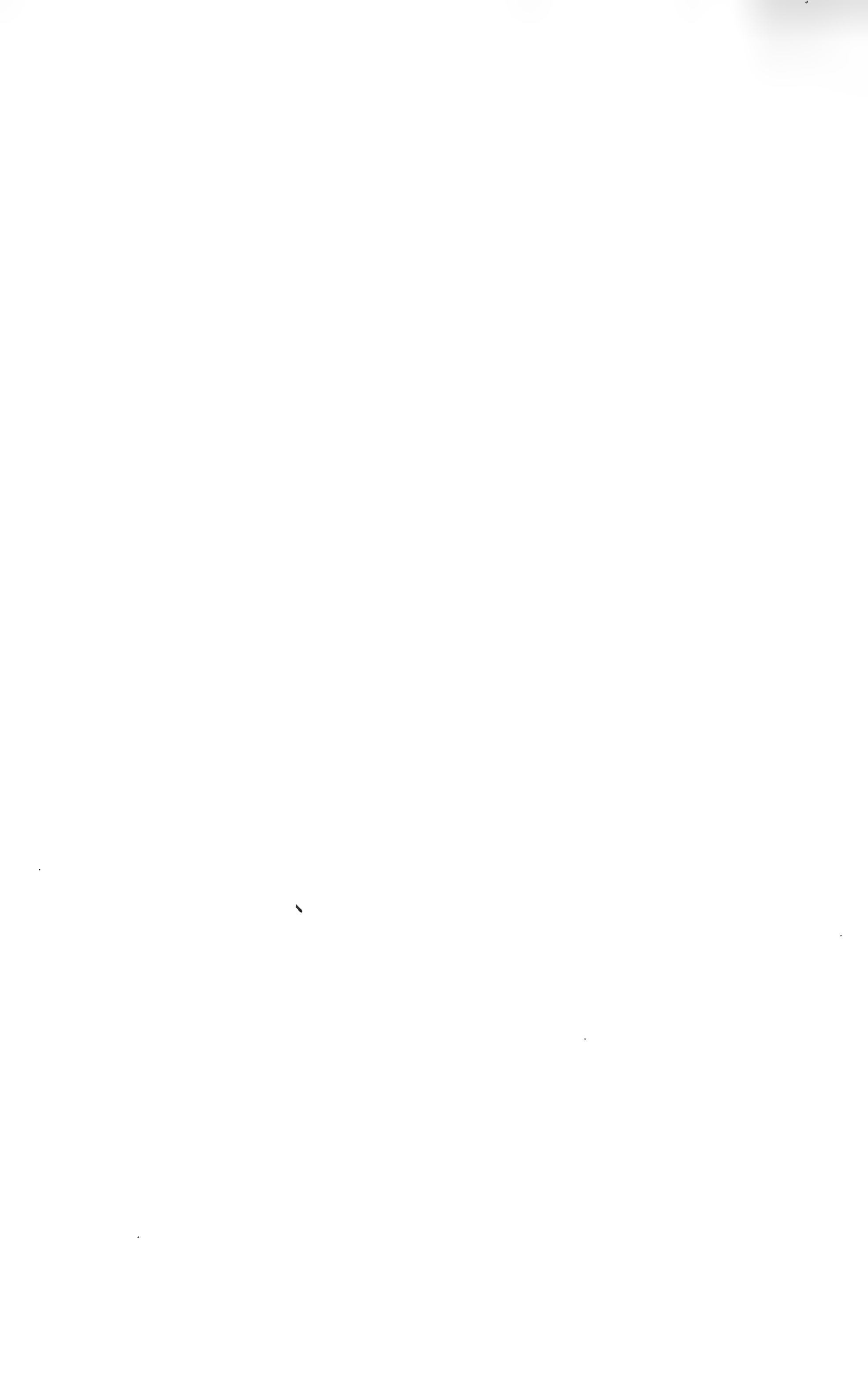
1905

Inhalt.

Heft 1; ausgegeben im Dezember 1904. Seite

Heft 2; ausgegeben im Februar 1905. Seite

Heft 4: ausgegeben im Juni 1905.



Verzeichnis der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.

Studien über den Einfluß der Sauerstoffspannung auf pflanzliche Mikroorganismen.

Von

Theodor Porodko.

Die vorliegende Arbeit ist in zwei Teile eingeteilt. In dem ersten Teil wird der Einfluß der gesteigerten, in dem zweiten der der verminderten Sauerstoffspannung untersucht.

In den beiden Teilen war ich in erster Linie bestrebt, die maximalen und minimalen Sauerstoffspannungen für das Wachstum verschiedener pflanzlicher Mikroorganismen festzustellen. Die fraglichen Spannungen wurden nur annähernd bestimmt, und zwar in der Weise, daß einerseits, so weit als dies möglich war, die oberen resp. unteren Sauerstoffgrenzen, bei denen das Wachstum der betreffenden Mikroorganismen noch stattfand, anderseits aber die nahe bei jenen liegenden, schon supramaximalen resp. subminimalen Sauerstoffspannungen festgestellt wurden.

Außer dieser Frage bin ich auf zwei andere eingegangen, welche mit jener eng verknüpft sind, und zwar wurde die schädliche Wirkung der gesteigerten und verminderten Sauerstoffspannung auf pflanzliche Mikroorganismen näher präzisiert, ferner sind annähernd die Grenzen nachgewiesen, bei denen die obige schädliche Wirkung erst beginnt.

I. Teil.

Die maximalen Sauerstoffspannungen.

Historisches.

Über den Einfluß der höheren Sauerstoffspannungen auf pflanzliche Mikroorganismen[1]) liegen nur wenige eingehendere Untersuchungen vor.

---

1) Betreffs der höheren Pflanzen ist diese Frage schon mehrfach Gegenstand eingehender Studien gewesen. Die einschlägige Literatur ist bei Jentys (Untersuchungen

Bekanntlich hat Paul Bert[1]) zuerst sehr ausgedehnte Versuche mit komprimiertem Sauerstoffgas angestellt und die Beeinflussung verschiedener Lebensfunktionen, sowohl der Tiere als der Pflanzen, durch diesen Faktor eingehender geprüft.

Bei der allmählichen Erweiterung der Untersuchungen hat er seine Versuche auch auf einige Gärungsprozesse ausgedehnt. Namentlich prüfte er das Faulwerden des Fleisches und anderer leicht zersetzbaren Stoffe, wie Wein, feuchtes Brot, gekochte Mandeln, Himbeeren, Kirschen usw., ferner die Essigsäuregärung, die Milchsäuregärung der Milch und die Ammoniakgärung des Harns. Die Bakterien der zwei letztgenannten Gärungen erwiesen sich als besonders resistent: in einer Luft, die auf 24 Atm. komprimiert war, konnte P. Bert nur eine schwache Verzögerung ihrer Gärtätigkeit konstatieren. Die fäulniserregende Tätigkeit der Bakterien ließ sich dagegen bei 23 Atmosphären Luftdruck schon bedeutend abschwächen und bei 44 Atmosphären völlig sistieren. Gegen den Einfluß des komprimierten Sauerstoffs ist besonders *Mycoderma aceti* empfindlich: bei 5 Atmosphären Sauerstoffdruck wächst es überhaupt nicht und kann es selbst bei 1 Atmosphäre Sauerstoffdruck nur zu einer sehr schwachen Entwicklung bringen.

Auf Grund sowohl dieser, als anderer diesbezüglicher Versuche stellte P. Bert folgende zwei Sätze fest:

1. Die komprimierte Luft oder überhaupt jedes komprimierte sauerstoffhaltige Gasgemisch beeinflußt die Entwicklung des Organismus nur in dem Maße, in welchem der Sauerstoffpartiärdruck durch Kompression gesteigert wird. Dabei ist der Druck der beteiligten indifferenten Gase ohne Belang.

2. Bei erhöhter Sauerstoffspannung nehmen die physiologischen Oxydationsprozesse bedeutend ab.

Großmann und Mayerhausen[2]) haben die Wirkung des

---

aus dem Botanischen Institut zu Tübingen, Bd. II, p. 419—424); Pfeffer (Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, p. 538—542, 547—551; Bd. II, p. 131—133) und Pütter (Zeitschrift für allgemeine Physiologie, 1904, Bd. III, p. 363—405) angegeben. Bei Pfeffer ist außerdem die kritische Besprechung dieser Frage vom Standpunkte der allgemeinen physiologischen Probleme aus zu finden. Die betreffenden Untersuchungen auf tierischem Gebiete sind bei Lehmann (Vierteljahrsschrift der Naturf. Gesellsch. in Zürich, 1883, Jahrg. 28, p. 153) und Pütter (a. a. O.) zusammengestellt.

1) Compt. rend. 1873, t. 77, p. 531—535, ebenda 1875, t. 80, p. 1579—1582.

2) Pflüg. Arch. 1877, Bd. 15, p. 245—268.

Sauerstoffs auf die Bewegungsfähigkeit der Bakterien untersucht. Die von ihnen benutzten Bakterien stammten teils aus animalischen, teils aus vegetabilischen Infusen. Ein Tropfen aus den Infusen wurde in die Gaskammer übertragen und hier während der Einwirkung des Sauerstoffs mikroskopisch untersucht.

Der reine Sauerstoff wirkt stets bewegungsbeschleunigend, jedoch bei weitem mehr auf jüngere, als auf ältere Objekte. Die gleichen Versuche wurden dann mit komprimiertem Sauerstoff wiederholt. Vorgenannte Forscher wollten das Verhalten der Bakterien während der Einwirkung des komprimierten Sauerstoffs deshalb untersuchen, um die nach ihrer Ansicht von P. Bert in dieser Beziehung offen gelassene Lücke auszufüllen. Als Resultat ihrer Untersuchungen ergab sich folgendes: Bei einem Druck von 5—7 Atmosphären Sauerstoff bewahrten die Bakterien ihre Lebensfähigkeit über 6, jedoch weniger als 20 Stunden lang. Bis zu 6 Stunden war an den Bewegungen durchaus keine Verlangsamung wahrzunehmen, nach 20 Stunden dagegen herrschte in der Gaskammer absolute Ruhe, welche selbst nach dem Abschluß des Versuches nicht aufgehoben wurde.

Am Schluß ihres Berichtes bemerken die Verfasser, daß es wegen der eventuellen Unvollkommenheit ihres Apparates dahingestellt bleiben müsse, ob wirklich die gesteigerte Sauerstoffspannung oder aber eine anderweitige Nebenursache den Tod der Bakterien zur Folge gehabt habe.

Van Overbeek de Mejer[1]) hingegen fand, daß die Bakterien „selbst nach zweimal 24 Stunden bei 12 Atmosphären Sauerstoff teilweise noch Bewegungen zeigten“.

Wosnessenski[2]) untersuchte ziemlich eingehend die Wirkung des komprimierten Sauerstoffs auf *Bac. anthracis.* Zunächst stellte er seine Versuche bei 35° C. an. Bei 13 Atmosphären Luftdruck konnte er keine Abschwächung der Virulenz nachweisen, es machte sich im Gegenteil bei diesem Drucke eine kleine, jedoch unverkennbare Verstärkung derselben geltend. Bei 15—25 Atmosphären Luftdruck trat eine Änderung der Ergebnisse ein. Unter diesem Druck fand überhaupt kein Wachstum mehr statt, und die Sporen keimten, falls die Bouillon mit ihnen geimpft worden war, nicht

1) „Over den infloed van zuurstoffgas onder hoogere drukking op lagere organismen en levende grondformen.“ Onderzoekingen gedaan in het physiologische Laboratorium der Utrechtsche hoogeschool. Derde reeks (VI. Utrecht, 1881). — Zitiert nach Lehmann (Pflüg. Arch. 1882, Bd. 27, p. 434).

2) Compt. rend. 1884, t. 98, p. 314—317.

aus; jedoch starben sie auch nicht ab, sondern entwickelten sich, als der Versuch abgeschlossen war, nach 2—6tägigem Stehenlassen bei 35° C. weiter. Bei den im zweiten Teile seiner Arbeit beschriebenen Versuchen hat Wosnessenski die Temperatur auf 42—45° C. erhöht. Unter diesen ungünstigeren Bedingungen konnte er begreiflicherweise die erwünschten Resultate selbst bei verhältnismäßig niedriger Sauerstoffspannung erzielen. Es genügte eine 12tägige Einwirkung bei 4—6 Atmosphären Luftdruck, um die Virulenz bedeutend abzuschwächen.

Winogradsky[1]) fand, daß die Beggiatoen nie auf der Oberfläche der Kulturflüssigkeit wachsen, sondern sich stets einige Millimeter unter der Oberfläche ansammeln. Bringt man sie in unmittelbare Berührung mit atmosphärischer Luft, zB. durch das Kultivieren im hängenden oder offenen Tropfen, so büßen sie zuerst ihre Beweglichkeit ein und gehen dann nach 2—4 Tagen zugrunde. Aus diesen Erfahrungen ist es einleuchtend, daß schon die Sauerstoffspannung in der Luft den Beggiatoen schädlich ist. In ähnlicher Weise verhalten sich auch die roten Schwefelbakterien. Selbst im stark schwefelwasserstoffhaltigen, also ziemlich sauerstoffarmen Tropfen sammeln sich diese Arten nur in einer Entfernung von mehr als 1 mm vom Deckglasrande an. Sorgt man aber für hinreichenden Luftzutritt, so treten bedeutende Störungen im Zustande der Kulturen auf.

Außer diesen ziemlich sauerstoffempfindlichen Formen gibt es auch solche, die, der allgemeinen Bemerkung Winogradskys zufolge, „in bezug auf Sauerstoffbedarf verschiedene Gradationen darstellen“[2]).

Jentys[3]) untersuchte den Einfluß des komprimierten Sauerstoffs auch auf das Wachstum des *Phycomyces nitens*. Bei 60—80% Sauerstoff wächst der Pilz nicht nur unabgeschwächt fort, sondern weist sogar eine kleine Beschleunigung auf. Bei 4,2 Atmosphären Sauerstoffdruck tritt dagegen eine bedeutende

1) Botan. Zeitung 1887, Bd. 45, p. 513—517. „Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien.“ Heft I, 1888, p. 50—52.

2) Aus den Angaben Engelmanns (Botan. Ztg. 1888, Bd. 46, p. 694—698) und Beijerincks (Zentralblatt f. Bakt., II. Abt., 1893, Bd. 14, p. 827—844), daß einige Bakterien nur sehr niedrige Sauerstoffspannungen vertragen können, läßt sich leider nicht ersehen, welche reale Höhe diese Sauerstoffspannungen hatten.

3) Tübinger Untersuchungen, Bd. II, p. 446—450.

Wachstumsverzögerung ein, und zwar im Verhältnis 100 : 31,5. Außer dem Partiärdruck des Sauerstoffs übt auch der Druck der indifferenten Gase (zB. Wasserstoff oder Stickstoff) eine schädliche Wirkung aus. Da aber diese Umstände bei der Sauerstoffkompression[1]) ebenfalls in Betracht kommen, so bedürfen die erhaltenen Resultate in diesbezüglichem Sinne einer Korrektur. Schließlich stellte Jentys fest, daß das Wachstum von *Phycomyces* durch die Druckänderungen, insbesondere durch die Evakuation, stets beeinträchtigt wird.

Fränkel[2]) stellte ziemlich ausgedehnte Versuche über den Einfluß des reinen Sauerstoffs auf das Leben der Bakterien an, von welchen ca. 40 Arten zur Untersuchung gelangten. Die Hälfte der Anzahl wurde von den pathogenen Spezies vertreten, die andere aber bestand aus folgenden saprophytischen Arten: 1. *Micr. prodigiosus*, 2. *B. indicus*, 3. und 4. gelbe und orange Sarcine, 5. Heubazillus, 6. Wurzelbazillus, 7. *Bac. megatherium*, 8—10. roter, violetter und fluoreszierender Bazillus aus Wasser, 11. phosphoreszierender Bazillus, 12. *Proteus vulgaris*, 13. *Bact. Zopfii*, 14. Bazillus der blauen Milch, 15. *Bac. acidi lactici*, 16. *Bac. butyricus*, 17.—19. rosa, schwarze und Weißbier-Hefe, 20. *Bac. pyocyaneus*.

Als Resultat der Fränkelschen Versuche, gleichviel ob sie mit pathogenen oder saprophytischen Arten ausgeführt wurden, ergab sich folgendes:

Mit Ausnahme der streng anaëroben, im Sauerstoff zugrunde gehenden Mikroorganismen gedeihen alle übrigen Arten, inklusive der fakultativ anaëroben, im Sauerstoff „auf das allervortrefflichste". Dabei läßt sich teilweise sogar eine deutliche Beschleunigung der Entwicklung konstatieren. So geht zB. die Verflüssigung der Gelatine besonders schnell von statten; dagegen tritt die Farbstoffbildung bei den betreffenden Arten anscheinend etwas zurück.

Unter Zuhilfenahme einer genauen quantitativen Methode stellte zuerst Chudjakow[3]) fest, bei welchen Sauerstoffspannungen

---

1) Tatsächlich arbeitet man in der Regel nicht mit absolut reinem, also 100proz. Sauerstoff, sondern nur mit mehr oder mit weniger sauerstoffreichen Gasgemischen.

2) Zeitschrift für Hygiene 1889, Bd. V, p. 332—362.

3) „Zur Lehre von der Anaërobiose", Teil I, Moskau, 1896 (russisch), p. 53. Referat: Zentralbl. f. Bakt. 1898, Bd. 4, p. 392. Freilich war es schon vor Chudjakow bekannt (Liborius [Zeitschr. f. Hygiene, 1886, Bd. 1, p. 115—177], Lüderitz [Zeitschr. f. Hygiene, 1889, Bd. 5, p. 141—159], Beijerinck [„Über die Butylalkoholgärung und das Butylferment." Verhandelingen der Akademie van Wettenschappen te Amsterdam.

die Obligatanaëroben sich noch zu entwickeln vermögen. Er untersuchte in dieser Beziehung fünf Arten. *Bactridium butyricum* konnte noch bei 0,13 %, nicht aber bei 0,26 % Sauerstoff gedeihen. Übrigens war selbst bei 0,2—0,5 % Sauerstoff diese Form in ihrer Entwicklung nur behindert, nicht aber zugrunde gegangen. Anderseits läßt sich diese Art durch fortgesetzte Kultivierung bei allmählicher Steigerung des Luftdrucks so weit akkommodieren, daß sie schließlich bei 1,3 % Sauerstoff gut gedeiht. *Clostridium butyricum* wächst noch bei 0,27 % Sauerstoff, und es kann 10 Tage lang einer Spannung von 0,69 % Sauerstoff ausgesetzt werden, ohne daß es seine Lebensfähigkeit verliert. *Bac. oedematis maligni* und *Bac. tetani* wächst noch bei 0,52 % Sauerstoff, der Rauschbrandbazillus bei 1,04 % Sauerstoff.

Ähnliche Untersuchungen hat Chudjakow auch mit Obligataëroben (*Bac. subtilis* und *Aspergillus niger*) und Fakultativanaëroben (Bierhefe [?] und *Clostridium viscosum*) ausgeführt. Gleichzeitig suchte er die Bedeutung der Zusammensetzung der Nährlösungen auf das Wachstum dieser Mikroorganismen im komprimierten Sauerstoff klarzulegen. Nach diesen Versuchen sind die oberen Sauerstoffgrenzen auf verschiedenen Nährlösungen verschieden ausgefallen. Leider sind diese Grenzen für einige Mikroorganismen auf dieser, für einige auf jener Nährlösung ermittelt worden. Ich konnte daher nur jene Beobachtungen in Betracht ziehen, bei denen für alle Mikroorganismen die gleiche Nährlösung angewandt wurde. Diese eine Lösung, welche somit die Vergleichung einzelner Formen untereinander ermöglicht, ist Glyzerin-Pepton. In dieser Lösung wuchs *Clostridium viscosum* bei 1 Atmosphäre Sauerstoffdruck, nicht aber bei 2 Atm.; *Bac. subtilis* bei 3 Atm., nicht aber bei 4 Atm.; *Aspergillus niger* bei 1 Atm., nicht aber bei 2,5 Atm. *Saccharomyces cerevisiae* hat in verschiedenen Nährlösungen (unter ihnen Glyzerin-Pepton) bei 2,2—3 Atm. Sauerstoff zu wachsen versagt.

Tweede Sectie, Deel I, N. 10, pp. 51], Kitt [Zentralbl. f. Bakt., I. Abt., 1895, Bd. 17, p. 168—171], Braatz [Zentralbl. f. Bakt., I. Abt., 1895, Bd. 17, p. 737—742], Kitasato [Zeitschr. f. Hygiene, V, p. 105; VII, p. 225; VIII, p. 55], Kitasato und Weyl [Zeitschr. f. Hygiene, VIII, p. 41; IX, p. 17]) und wurde ebenso nach Chudjakow (Ferràn [Zentralbl. f. Bakt., I. Abt., 1898, Bd. 24, p. 28—29]) mitgeteilt, daß manche Obligatanaëroben geringe, individuell verschiedene Sauerstoffspannungen vertragen können. Aus diesen Studien ist jedoch nicht zu ersehen, wie hoch diese Sauerstoffspannungen wirklich sind, weil die angewendeten Methoden nur für Orientierungszwecke, nicht aber für genaue Bestimmungen geeignet sind.

Bedenkt man, daß Pepton-Glyzerin keine hervorragende Nährlösung darstellt, so ist begreiflich, daß Chudjakow bei Anwendung besserer Nährlösungen höhere Werte bekommen konnte. So wächst zB. *Aspergillus niger* auf Dextrose-Pepton noch bei 2,5 Atm. Sauerstoff. Übrigens hat Chudjakow gezeigt, daß der relative Nährwert verschiedener Substanzen sich mit dem Sauerstoffdruck wesentlich ändern kann. Für *Bac. subtilis* ist in Luft Dextrose ein viel besserer Nährstoff als Glyzerin; im komprimierten Sauerstoff scheint das Umgekehrte der Fall zu sein. Außerdem erwies sich bei 2,5 Atm. Sauerstoffdruck für *Clostridium viscosum* und *Bacillus subtilis* Pepton allein (selbstverständlich enthalten alle Nährlösungen Salze) als besserer Nährstoff wie Dextrose-Pepton.

Bei den der Wirkung des komprimierten Sauerstoffs ausgesetzten Kulturen, welche kein Wachstum aufzuweisen hatten, beobachtete Chudjakow während zwei Tagen unter normalen Bedingungen folgendes: Es ergab sich, daß nur *Clostridium viscosum* bei 14tägiger Einwirkung von 4 Atm. Sauerstoff abgestorben war. Die anderen Formen wurden bei diesem Drucke nur in ihrer Entwicklung gehemmt, ebenso wie *Clostridium viscosum* bei viertägiger Einwirkung von 3 Atm. Sauerstoff.

An seine Versuche knüpft Chudjakow auch einige allgemeinere Betrachtungen an.

Zunächst spricht er die Vermutung aus, daß die fakultativanaëroben Arten, insofern sie auch auf anaërobiotisches Leben angewiesen sind, sich empfindlicher gegen den komprimierten Sauerstoff verhalten müssen, als die Obligataëroben[1]). Diese Vermutung glaubt Chudjakow durch seine Versuche bestätigt zu haben[2]).

Ferner kommt er auf Grund seiner Erfahrungen zu dem Schlusse, daß die Schimmelpilze und Bakterien sich bei der Kultur auf dextrosehaltigen und anderen kohlehydrathaltigen Nährlösungen als besonders empfindlich gegen den komprimierten Sauerstoff erweisen. Diese Tatsache läßt sich, nach Chudjakows Meinung, dadurch erklären, daß sich die Dextrose, nachdem sie vom Organismus assimiliert worden ist, möglicherweise teils zu Zwischen-, teils zu Nebenprodukten umwandeln kann, die ihrerseits unter der Einwirkung des komprimierten Sauerstoffs giftige oder jedenfalls wachstumshemmende Verbindungen bilden.

---

1) a. a. O., p. 85.

2) a. a. O., p. 92.

Arloing[1]) fand, daß 2—2½ Atmosphären Sauerstoffdruck schon eine deutliche Schädigung des Tuberkelbazillus verursachen können.

P. Bert, Großmann und Mayerhausen und van Overbeek de Mejer stellten ihre Versuche nicht mit reinen Kulturen, sondern mit unbestimmten und inkonstanten Bakterienmischungen an. Die dabei ermittelten Resultate sind daher allgemeine und können keinen Aufschluß darüber geben, ob, wie es in bezug auf andere äußere Faktoren der Fall ist, auch im Verhalten verschiedener Bakterien gegen komprimierten Sauerstoff sich spezifische Differenzen geltend machen.

In der Mehrzahl der oben dargelegten Schriften vermißt man eine Angabe, die meines Erachtens von der größten Wichtigkeit ist: es wurden die Kulturen nach dem Abschluß des Versuches in normalen Bedingungen nicht oder nicht genügend lange stehen gelassen und beobachtet. Derartige Angaben könnten aber wichtige Anhaltspunkte für das nähere Verständnis der wachstumshemmenden Wirkung des komprimierten Sauerstoffs liefern. In erster Linie würde die Frage zu erledigen sein, ob der komprimierte Sauerstoff je nach der Einwirkungsdauer und der Spannungshöhe abtötend wirkt. Träfe dies nicht zu und würden die dem komprimierten Sauerstoff ausgesetzten Kulturen in normalen Bedingungen sich weiter entwickeln, so wäre des weiteren zu entscheiden, ob in dem Entwicklungsgange der betreffenden Bakterien, speziell in der Geschwindigkeit ihres Wachsens und in dem Auftreten partialer Funktionen (zB. Gelatineverflüssigung, Farbstoffbildung usw.), irgendwelche vorübergehende oder stabile Modifikationen resp. Erlöschungen einträten. Dadurch würde erst erwiesen, ob und wie weit die höheren Sauerstoffspannungen den lebendigen Organismus schädigen.

An die Frage der aktiv schädigenden Wirkung des komprimierten Sauerstoffs, falls dieselbe sich feststellen ließe, knüpfte sich die interessante und überaus wichtige Frage hinsichtlich der Nachwirkung. In dieser Beziehung würde die von Großmann und Mayerhausen angewendete Methode besondere Bequemlichkeiten für experimentelle Forschungen bieten. Indessen ist diese Frage von jenen Forschern so gut wie ganz außer acht gelassen worden.

---

1) Compt. rend. soc. biol. 1900, No. 12, p. 271. Zitiert nach Pütter (a. a. O.).

Chudjakow behauptet a priori, daß die fakultativanaëroben Bakterien sich darum empfindlicher gegen komprimierten Sauerstoff als Aëroben erweisen müssen, weil sie auf Anaërobiose, also auf niedrigere Sauerstoffspannungen als Aëroben, angewiesen sind. Auf diese Weise schließt Chudjakow aus der Empfindlichkeit der Bakterien gegen verminderte Sauerstoffspannungen auf deren Empfindlichkeit gegen gesteigerte Sauerstoffspannung. Hieraus ist ersichtlich, daß er die beiden Empfindlichkeiten in ihrer Qualität als identisch betrachtet. Ob eine solche Annahme überhaupt berechtigt ist, läßt sich von vornherein nicht sagen. Daß aber diese Annahme durch die Versuche Chudjakows eine ausreichende Bestätigung nicht gefunden hat, darf man behaupten. Zunächst sind die untersuchten Arten, sowohl der Obligataëroben als der Fakultativanaëroben, zu wenig zahlreich, um irgend welches zuverlässiges Generalisieren zu gestatten. Außerdem sind die mit diesen Arten ermittelten Resultate nicht immer beweiskräftig genug. Freilich ist aus den von Chudjakow angegebenen Versuchen ersichtlich, daß *Bac. subtilis* gegen komprimierten Sauerstoff resistenter als *Clostridium viscosum* ist. Aber diese Angabe ist dadurch beträchtlich abgeschwächt, daß der obligataërobe *Aspergillus niger* sich auf dieselbe Weise wie das fakultativanaërobe *Clostridium viscosum* verhält: bei 2,5 Atm. O_2 wachsen die beiden Formen, bei 3 Atm. O_2 aber nicht. Übrigens erwies sich *Clostridium viscosum* nur darin schwächer, daß sie bei 14tägiger Einwirkung von 4 Atm. Sauerstoff abgetötet wurde, was bei dem *Aspergillus* nicht der Fall war.

Wie erwähnt, war Chudjakow bestrebt, die Bedeutung der Zusammensetzung der Nährlösungen für das Wachstum der Bakterien im komprimierten Sauerstoff kennen zu lernen. Bei Besprechung seiner diesbezüglichen Versuche muß ich zunächst einige widersprechende Angaben hervorheben. Im Versuch No. 2, bei 1 Atm. O_2 während 3 Tagen, ist *Bac. subtilis* in Glyzerin-Pepton schwächer als in Dextrose-Pepton gewachsen, *Aspergillus niger* aber gerade umgekehrt. Im Versuche No. 6, bei 1 Atm. O_2 6 Tage lang, waren keine Unterschiede im Verhalten des *Bac. subtilis* gegenüber den beiden Nährlösungen nachzuweisen, *Aspergillus niger* aber ist besser gewachsen in Dextrose- als in Glyzerin-Pepton. Da diese Versuche nicht wiederholt wurden, so muß es dahingestellt bleiben, ob wirklich im Verlauf der folgenden drei Tage die erwähnten Differenzen, eventuell Widersprüche, sich geltend machen, oder ob hier lediglich ein Versuchsfehler vorliegt.

Bei der ziemlich ausführlichen Beschreibung der Versuche Chudjakows vermißt man leider jegliche Erwähnung der Kontrollkulturen. Die zum Versuch angesetzten Kulturen vergleicht Chudjakow stets nur miteinander und nie mit denen der Kontrolle. Wenn aber die Angabe der Kontrollergebnisse in physiologischen Untersuchungen überhaupt notwendig ist, so gilt das besonders für Chudjakows Versuche, die par excellence vergleichend sind.

Die von Chudjakow angewendeten Nährlösungen waren nicht nur nach ihrer Zusammensetzung, sondern auch nach ihrem Nährwert äußerst verschieden. Impft man solche Lösungen und läßt sie nachher unter normalen Bedingungen stehen, so machen sich sowohl in der Geschwindigkeit des Wachsens, als in der Ernte erhebliche Unterschiede geltend. Insofern der Versuch unter normalen Bedingungen angestellt ist, darf man die Wachstumsunterschiede ohne weiteres auf den Nährwert oder auf ungleiche Assimilationsgeschwindigkeit einzelner Nährlösungen zurückführen.

Ungleich verwickelter aber fallen diese Verhältnisse unter anormalen Bedingungen, zB. in komprimiertem Sauerstoff, aus. Abschwächung resp. Ausbleiben des Wachsens dürfen hier nur dann als solche angegeben werden, wenn die betreffenden Kontrollkulturen zu Ende des Versuches genügend gewachsen sind. Bei der Anwendung der schlechteren Nährlösungen aber kann das nur dann zutreffen, wenn die Versuchsdauer genügend lang ist. Dennoch kommen in diesem Falle neue Schwierigkeiten in Betracht und zwar dann, wenn der Versuch mit verschiedenen, sowohl guten, als schlechteren Nährlösungen angestellt ist, sodaß bei genügend lange fortgesetzter Versuchsdauer die in gute Nährlösungen geimpften Mikroorganismen selbstredend kräftiger gewachsen sein werden, als die in weniger guten Nährlösungen befindlichen. Infolgedessen dürfen die Versuche nicht mit mehreren in ihrem Nährwerte variierenden Lösungen angestellt werden, sondern nur mit einer einzigen. Dabei muß man für jeden konkreten Fall empirisch entscheiden, wie lange der Versuch dauern muß, damit die beimpften Bakterien ihre maximale Entwicklung bei gegebener Sauerstoffspannung erreichen können. Dann wird man zwei konstante Größen haben: die maximale Entwicklung in der Kontrolle und die im Versuch. Vergleicht man die letztere mit der ersteren, so erhält man das Verhältnis, in welchem der komprimierte Sauerstoff bei gegebener Spannung und für die gegebene Bakterienart wachs-

tumshemmend wirkt. Diese Verhältnisse müssen dann für verschiedene Sauerstoffspannungen, verschiedene Nährlösungen und verschiedene Bakterienarten einzeln ermittelt werden; nur dann darf man die gefundenen Verhältnisse einem Vergleich unterziehen und eventuell Schlüsse daraus folgern. Meines Erachtens ist das die einzige zuverlässige Methode, um die Bedeutung der Zusammensetzung der Nährlösungen für das Wachstum der Mikroorganismen im komprimierten Sauerstoff kennen zu lernen. Selbstverständlich ist diese Methode nur auf dem gewichtsanalytischen Wege, also unter Ermittlung des trocknen Gewichtes der Ernte, ausführbar.

Alles hier gesagte bezieht sich nur auf die negativen Resultate der Chudjakowschen Versuche.

Die auffallenden Resultate, daß im komprimierten Sauerstoff der Nährwert einzelner Lösungen sich umkehren läßt, bedürfen meines Erachtens noch der Nachprüfung. Einerseits sind sie, wie oben gezeigt, zum Teil widersprechend, anderseits sind sie sicher genug nur für *Bac. subtilis* festgestellt und gelten keineswegs für *Aspergillus niger*. Dessenungeachtet zieht Chudjakow aus diesen Versuchen einen allgemeingültigen Schluß, daß sowohl Bakterien als Schimmelpilze in den dextrose- oder anderen kohlehydrathaltigen Nährlösungen besonders empfindlich gegen die giftige Wirkung der hohen Sauerstoffspannung sind. Dieser Schluß aber bringt Chudjakow unvermeidlich zu seiner oben dargelegten, generellen Erklärung des schädlichen Einflusses der hohen Sauerstoffspannung auf pflanzliche Organismen, einer Erklärung, die jedenfalls als zu voreilig angesehen werden muß.

Methodisches.

Für die Züchtung der Mikroorganismen wurden bei sämtlichen in dieser Arbeit niedergelegten Versuchen folgende Nährsubstrate angewendet:

1. Für Fäulnisbakterien (Rosa Hefe inklusive):

Pepton (Witte)	1	%,
Rohrzucker	4	„
Fleischextrakt (Liebig)	0,5	„
Gelatine	12	„

Die Lösung war mit Natriumbikarbonat schwach alkalisch gemacht.

2. Für Schwefelbakterien:

$Na_2S_2O_3$	0,5 %,
NH_4NO_3	0,5 „
$MgCl_2$	0,1 „
KH_2PO_4	0,1 „
NaCl	3,0 „
Agar	1,5 „

3. Für Schimmelpilze:

Pepton	1 %,
Rohrzucker	4 „
Fleischextrakt (Liebig) . . .	0,5 „

Mit dieser Lösung wurden Brotstücke durchtränkt.

Für sämtliche Nährsubstrate wurden kleine Reagensgläser (10 × 1,25 cm oder 12 × 1 cm oder 7 × 1,5 cm) benutzt. Dabei wurden die mit Gelatine und Agar beschickten Röhrchen in schiefe Lage gebracht, um der Oberfläche des Nährbodens eine schräge und somit für Strichkulturen geeignete Gestalt zu geben.

Bei der Impfung habe ich in die zu infizierenden Röhrchen stets nur eine minimale und auf dem Striche mit bloßem Auge fast unsichtbare Menge der Bakterienauflagerung eingeführt. Die zur Abimpfung gebrauchten Kulturen waren nur wenige (4—6) Tage alt und rein gezüchtet.

Was die benutzten Bakterien anbetrifft, so gehört die Mehrzahl derselben wohlbekannten Arten an. Nur um die Zahl der Fakultativanaëroben zu vermehren, mußte ich noch sieben nicht näher bestimmte Arten in den Bereich der Versuche ziehen. Diese sieben Arten habe ich von Herrn Eckardt (München) erhalten, der sie meistens aus Erde isoliert und mit den weiter angegebenen Namen bezeichnet hatte. Der Grund für diese Benennungen ist mir leider unbekannt geblieben. Wenn ich dieselben im folgenden reserviere, so tue ich es deshalb, weil meine in den Tabellen angegebenen Beschreibungen bei weitem nicht ausreichend sind und noch bedeutender Vervollkommnungen bedürfen, welche vielleicht in der künftig erscheinenden Arbeit von Herrn Eckardt zu finden sein dürften.

Die für die Versuche zur Verwendung gelangenden Glasgefäße, Nährsubstrate usw. wurden in üblicher Weise sterilisiert.

Von jeder Art der Mikroorganismen habe ich stets in vier Röhrchen abgeimpft, von denen zwei für den Versuch, zwei aber für die Kontrolle dienten. Die für den Versuch bestimmten wurden

sofort nach der Infektion in die speziellen, nach Pfeffers Angaben konstruierten Apparate eingebracht. Mir standen zwei Apparate zur Verfügung.

Die Abbildung sowie die Beschreibung des ersteren Apparates ist bei Johannsen[1]) zu finden. Meinerseits habe ich nur folgendes hinzuzufügen. Zu diesem Apparate gehören zwei Zylinder, je einer aus Glas und aus Messing. Da ich nur mit den chlorophylllosen Pflanzen arbeitete und während des Versuches keine Messungen hinsichtlich des Wachstums auszuführen hatte, so habe ich den gläsernen Zylinder weggelassen. Freilich ist dadurch die Möglichkeit der unmittelbaren Beobachtung des Wachstums eliminiert und zweifellos ist diese Beobachtung sehr wertvoll für die Beurteilung, ob der Versuch früher oder später zu unterbrechen sei. Anderseits aber ist die Gefahr, daß bei Benutzung des Glaszylinders leicht eine unerwartete und eventuell sehr heftige Explosion stattfinden kann[2]), nicht von der Hand zu weisen. Der zum Apparat gehörige Messingzylinder ist 22 cm hoch, hat 8 cm inneren Durchmesser und eine 1 cm dicke Wandung. Seine Kapazität beträgt ca. 1080 ccm. Der Messingzylinder wurde auf ein solides metallenes Gestell geschraubt; zwischen den abgeschliffenen Oberflächen des Gestells und Zylinders wurde eine Gummiplatte eingelegt, welche ringförmig (2 cm breit, 3 ½ cm dick) ausgeschnitten und beiderseits mit zähem Pumpenfett[3]) bedeckt war.

Der zweite nach demselben Prinzip gebaute Apparat ist nur in seiner Form etwas modifiziert. Einen ähnlichen Apparat hat auch Jentys[4]) gebraucht und teilweise beschrieben; er besitzt ebenfalls zwei Zylinder, aus Glas und aus Messing. Die Dimensionen des zu meinen Versuchen benutzten Messingzylinders sind folgende: 73,5 cm hoch, 0,5 cm dick, 2,5 cm weit, Rauminhalt ca. 360 ccm. Da dieser Zylinder ziemlich hoch und eng ist, so wurden die hineinzubringenden Röhrchen etagenweise an einen Glasstab mittels Gummischlauchringen befestigt. Die Höhe des Zylinders gestattete es nicht, mehr als 8—9 Röhrchen (7 × 1,5 cm) auf einmal einzuführen. Von unten wurde der Glasstab im Zylinder mittels eines Kupferdrahtnetzes festgehalten. Außerdem wurde zwischen den Oberflächen des Zylinders und Gestells ein gefetteter Gummiring eingelegt.

---

1) Unters. aus d. Botan. Inst. zu Tübingen, Bd. I, p. 686—717.

2) Vgl. bei Jaccard, Rev. génér. d. Botan. 1893, t. 5, p. 292.

3) Kolophonium 50%, weißes Wachs 20%, Vaselin 30%.

4) Tübinger Untersuchungen, Bd. II, p. 419—464.

Die Befestigung des Zylinders geschah bei dem ersteren Apparat durch vier, bei dem letzteren nur durch eine Mutterschraube, durch welche gleichzeitig die ringförmige Fassung des Zylinders und Gestells festgehalten wurde.

Die beiden Apparate wurden zur Kontrolle des Druckes mit einem Federmanometer (15 kg pro 1 ccm bezw. 30 kg pro 1 ccm) verbunden. Die beiden Manometer wurden sowohl miteinander als auch mit dem Quecksilbermanometer verglichen. Die geringfügigen sich dabei als nötig erwiesenen Korrekturen fanden Berücksichtigung. Die sämtlichen Werte sind in Atmosphären umgerechnet angegeben.

Die beiden Apparate waren mit einer Kompressionspumpe verbunden. Sämtliche in Gebrauch kommenden Verbindungswege waren aus Blei- oder Messingröhren angefertigt. Bei der Kompression habe ich von einer Abkühlung des zu komprimierenden Sauerstoffes Abstand genommen. Allerdings wurde das Gas beim Komprimieren etwas erwärmt, jedoch dürfte die Erwärmung nicht mehr als 2—3 ^{0} C. betragen. Alle meine Versuche sind bei 26—28 ^{0} C. ausgeführt worden; anderseits aber wurde die benutzte Nährgelatine schon bei 30—31 ^{0} C. flüssig. Indessen konnte ich nach Abschluß der Versuche, selbst jener, bei denen die Gesamtgasspannung 13,5 Atm. betrug, niemals irgend welche stattgefundene Verflüssigung wahrnehmen. Im Gegenteil war die ursprüngliche Gestalt der Nährgelatineoberfläche überall tadellos geblieben. Die Druckpumpe wurde durch einen Gummischlauch mit dem Sauerstoffgasometer verbunden. Als Sauerstoffquelle benutzte ich die bekannten Sauerstoffbomben; vor dem Gebrauch ließ ich den Sauerstoff durch ein U-Rohr mit $KMnO_4$, zwei U-Rohre mit 20 % KOH (in Bimssteinstücken) und eine Wasserwaschflasche langsam passieren. Die direkt aus der Bombe entnommene Gasprobe wies nur 91,2 % Sauerstoff auf, bei dem Durchleiten und mehrtägigen Aufbewahren im Gasometer über Leitungswasser sank der Sauerstoffgehalt auf 88—89 % herab. Die Gasanalysen wurden immer vor und nach dem Versuch ausgeführt. Die erste Analyse ermöglichte eine ziemlich genaue Berechnung der einzuführenden Sauerstoffquantität und somit des Gesamtgasdruckes. Bei dem Abschluß des Versuchs wurde das im Apparat befindliche Gas mittels eines regulierbaren Kegelventils langsam ausgelassen. Der Strom muß genügend langsam sein, weil sonst in der Gelatine viele Gasblasen entstehen, welche die Beurteilung des Wachstums wesentlich erschweren. Nach etwa 1/4 stündigem Strömen

des Gases wurde eine Probe desselben in einer kleinen mit Wasser gefüllten Gasglocke gesammelt und sofort analysiert. Die Ergebnisse dieser Analyse gestatteten die wirkliche Sauerstoffspannung festzustellen.

Die sämtlichen Gasanalysen wurden nach Hempel ausgeführt.

Ob Wachstum stattgefunden hatte oder nicht, wurde makroskopisch kontrolliert; die Ergebnisse sind in den unten folgenden Tabellen wiedergegeben. Der Übersichtlichkeit halber veranschaulichen jedoch die einzelnen Tabellen nicht die Resultate einzelner Versuche, welche sich begreiflicherweise immer auf mehrere Bakterienarten bezogen haben, sondern die mehrerer Versuche, in welchen der gegebene Organismus u. a. beteiligt war. Wie ersichtlich, ist die Zahl der Versuche bei verschiedenen Arten bei weitem nicht gleich. Das ist aber insofern ganz begreiflich, als man, anfangs wenigstens, bei der Auswahl der anzuwendenden Sauerstoffspannung keine Anhaltspunkte hat und lediglich dem Glück und Zufall überlassen ist.

Da meine Versuche nur die Ermittlung der maximalen Sauerstoffspannung bezweckten, so dürfte die Frage auftreten, warum eine Angabe sämtlicher angestellter Versuche erfolgt? Allerdings kommt es bei der Feststellung der maximalen Sauerstoffspannungen nur auf zwei Versuche an, und zwar auf jene, die nach der angewendeten Sauerstoffspannung nicht weit voneinander liegen und von denen der eine negativ, der andere aber positiv ausgefallen ist. Dies ist zweifellos richtig! Wenn ich trotzdem die ganze Reihe, sowohl der negativen, als positiven Versuche zu jenen zwei entscheidenden hinzufüge, so geschieht es aus dreierlei Gründen. Erstens ist aus der Angabe sämtlicher auf den betreffenden Mikroorganismus bezüglichen Versuche besser ersichtlich, daß die maximale Sauerstoffspannung durch die allmähliche Annäherung jener Spannungen gefunden ist, die einerseits nur negative, anderseits nur positive Resultate geliefert hatten. Auf diese Weise wurden die Versuchsfehler allmählich verringert. Zweitens lassen die bei supramaximalen Sauerstoffspannungen angestellten Versuche erkennen, ob und wie weit dieselben den Organismus schädigen. Drittens können jene Versuche, welche bei inframaximalen Sauerstoffspannungen angestellt wurden, Aufschluß über die Grenzen der schädlichen Wirkung des komprimierten Sauerstoffs für verschiedene Mikroorganismen geben.

Was die ersten 25 Tabellen anlangt, so sind diese folgendermaßen eingerichtet:

Die Reihenfolge der Tabellen entspricht der der betreffenden Mikroorganismen je nach der Höhe ihrer Sauerstoffmaxima.

Jede Tabelle bezieht sich somit nur auf eine einzige Art.

In der Kolumne 1 („Gesamtdruck") ist der Gesamtdruck des Gasgemisches in Atmosphären angegeben.

Die Kolumne 2 („Sauerstoffspannung") zeigt den Partiärdruck des Sauerstoffs in Atmosphären an.

In der Kolumne 3 („Versuchsdauer") ist die Zeitdauer der einzelnen Versuche in Stunden angebracht.

In der Kolumne 4 („Versuch") befinden sich die Beschreibungen des Aussehens der Kulturen nach dem Abschluß des Versuches.

In der Kolumne 5 („Kontrolle") ist die Entwicklung der in normalen Bedingungen bei 25—27° C. befindlichen Kontrollkulturen für die Zeitdauer des Versuches angezeigt.

Die Kolumne 6 („Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach dem Abschluß des Versuches in normalen Bedingungen") liefert die Fortsetzung der Kolumne 4. In der Regel wurden die Versuchskulturen (4) nach dem Abschluß des Versuches in normale Bedingungen bei 25—27° C. gebracht. Von Zeit zu Zeit wurden die eventuellen Fortschritte in der Entwicklung registriert nebst der Angabe der Stunden, welche annähernd seit dem Abschluß des Versuches bis zum Moment des Registrierens verstrichen waren. Von dem beschriebenen Verfahren habe ich in der Regel nur dann Abstand genommen, wenn die Versuchskulturen sich ganz normal entwickelt hatten.

Die horizontalen Kolumnen enthalten die Ergebnisse der einzelnen mit der betreffenden Art ausgeführten Versuche.

Die Anordnung der übrigen Tabellen (mit Ausnahme der zusammenfassenden) ist folgende: Jede Tabelle enthält die Ergebnisse nur eines Versuches, welcher mit einigen Arten gleichzeitig angestellt wurde. In der ersten (linksseitigen) Kolumne sind die beteiligten Arten angegeben. Die zweite, dritte und vierte Kolumne enthalten die mit den betreffenden Arten ermittelten Resultate und zwar in derselben Anordnung, wie in den Kolumnen 4, 5 und 6 der erst beschriebenen Tabellen. In einigen Tabellen ist die Kolumne 6 ausgelassen. Die Angaben über Gesamtdruck, Sauerstoffspannung

und Versuchsdauer finden sich dagegen über jeder einzelnen Tabelle verzeichnet.

Bei der Beschreibung des Aussehens der Kulturen (in den Kolumnen 4, 5 und 6 der ersten 25 Tabellen und in den Kolumnen 2, 3 und 4 der übrigen Tabellen) verfuhr ich folgendermaßen: Bei den nicht verflüssigenden Arten ist die Breite der Striche in Millimetern angegeben. Bei den gelatineverflüssigenden Arten ist der Grad der Verflüssigung nur annähernd bestimmt. Der Grad der Farbstoffbildung bei den betreffenden Arten ist ebenfalls mitgeteilt.

Die sämtlichen Versuche (inklusive Kontrolle und Fortsetzung des Versuches unter normalen Bedingungen) wurden bei 25—27° C. ausgeführt.

Experimentelles.

A. Die Ermittlung der maximalen Sauerstoffspannungen.

Tabelle I.

Schwefelbakterien: eine der schwefeloxydierenden Arten, die von Nathansohn[1]) in Neapel isoliert und beschrieben sind. Da diese Arten, welche Dr. A. Nathansohn in dankenswerter Weise zu meiner Verfügung gestellt hat, ziemlich sauerstoffempfindlich sind, so habe ich mit ihnen in Glasglocken experimentiert. Die Versuchsanordnung ist im zweiten Teil dieser Arbeit ausführlich beschrieben.

1. Gesamtdruck (in Atmosphären)	2. Sauerstoffspannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
1	0,883	89,5	Kein Wachstum.	Kräftig. Wachstum.	Nach 216 Stunden: kein Wachstum.
1	0,491	115,5	Wie in d. Kontrolle.	"	—

1) Nathansohn, „Über eine neue Gruppe von Schwefelbakterien und ihren Stoffwechsel“. Mitteilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. II (1903).

(Fortsetzung der Tabelle.)

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
1	0,676	211	Gutes, aber etwas verspätetes Wachstum. Nach ca. 150 Stunden war kein Wachstum wahrzunehmen. An einzelnen Orten der Striche macht sich die Tendenz bemerkbar, in die Tiefe zu wachsen.	Kräftig. Wachstum.	—
1	0,810	330	Kein Wachstum.	„	Nach 240 Stunden: kein Wachstum.

Demzufolge liegt die maximale Sauerstoffspannung für die Schwefelbakterien zwischen 0,676 und 0,810 Atmosphären Sauerstoffdruck. Diese Sauerstoffspannungen, welche das Wachstum sistieren, wirken zugleich abtötend.

Tabelle II.

Bacillus β (unter dieser Bezeichnung von Herrn Eckardt erhalten): Unbestimmten Ursprungs; äußerst kleine kurze Stäbchen, ca. 1 μ Durchmesser, beweglich. Auf Gelatineplatten erscheinen nach 2—4 Tagen einige winzige, runde, orangegelbe Kolonien, die sich nur langsam ausbreiten, etwas konvex, schleimig und glänzend werden. Der Gelatinestrich ist ziemlich eng und stark orangegelblich gefärbt. Der Gelatinestich ist nagelförmig, reicht nicht bis zum Boden hin, wächst überall gleichmäßig; der oberflächliche Teil ist rötlich gefärbt. Keine Verflüssigung der Gelatine. Fleischextraktbouillon wird nach drei Tagen trübe; etwas später setzt sich schwacher weißlicher Bodensatz ab. Kartoffelstrichkulturen sind ähnlich denen der Gelatine. Agarstich wächst gleichmäßig bis zum Boden; an der Oberfläche verbreitet sich das Wachstum nicht. Agarstrichkulturen wachsen kümmerlich. Fakultativanaërob.

1. Gesamtdruck (in Atmosphären)	2. Sauerstoffspannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
3,35	2,22	63 3/4	Kein Wachstum.	Kräftig. Wachstum und Farbstoffbildung.	Nach 150 Stunden: gutes Wachstum und Spuren von Farbstoff.
2,25	1,26	65 1/2	Sehr schwach gewachs.; die Striche sind nur ca. 1/2 mm breit. Kein Farbstoff.	Kräftig. Wachstum. Die Striche sind ca. 2—3 mm breit. Reichliche Farbstoffbildung.	Nach 165 Stunden: fast wie in der Kontrolle.
3,57	1,94	93	Kein Wachstum.	Zieml. schwach gewachs.: die Striche stellenweise unterbrochen und nur 1/2—1 mm breit. Kein Farbstoff.	Nach 624 Stunden: kein Wachstum.

Der letzte Versuch verlief nicht ganz glatt. Er dürfte besser nicht zu berücksichtigen sein. Es liegt die maximale Sauerstoffspannung für *Bacillus* β zwischen 1,26—2,22 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle III.

Bacillus cyanogenus.

1. Gesamtdruck (in Atmosphären)	2. Sauerstoffspannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
6,99	5,40	90	Kein Wachstum.	Kräftig. Wachstum u. Farbstoffbildg.	Nach 96 Stunden: gutes Wachstum, aber schwache Farbstoffbildung.
5,57	3,88	87 1/2	"	Die Striche 1 mm breit; Gelatine stark gebräunt.	Nach 48 Stunden: Spuren von Wachstum. Nach 144 Std.: gutes Wachstum. Die Striche 1 mm breit. Gelatine braun gefärbt.
4,19	2,51	89 1/2	"	Die Striche dick u. 1 mm breit; Gelatine braun.	Nach 72 Stunden: die Striche stellenweise unterbrochen, Gelatine schwach bräunlich. Nach 168 Stunden: wie in der Kontrolle.

(Fortsetzung der Tabelle.)

1. Gesamtdruck (in Atmosphären)	2. Sauerstoffspannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
2,86	1,68	92 3/4	Die Striche sind sehr zart, mitunter unterbroch. u. nur 1/2 mm br. Stellenw. vereinzelte Kolon. mit Farbstoff (?).	Die Striche 1 mm breit, Gelatine braun.	Nach 72 Stunden: das Wachstum ist weiter fortgeschritten, die Striche bis 3/4 mm breit, die Gelatine bräunlich.
3,57	1,94	93	Kein Wachstum.	Die Striche 1 mm breit, Gelatine tiefbraun.	Nach 160 Stunden: wie in der Kontrolle.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Bacillus cyanogenus* liegt zwischen 1,68 und 1,94 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle IV.

Rosa Hefe.

1. Gesamtdruck (in Atmosphären)	2. Sauerstoffspannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
8,13	6,32	93	Kein Wachstum.	Kräftig gewachsene Striche 1—2 mm breit und rosa gefärbt.	Nach 96 Stunden: die Striche 1/2—1 mm breit und schwach rosa gefärbt.
6,66	4,84	92 1/4	"	Die Striche 2 1/2 bis 3 mm breit und rosa gefärbt.	Nach 48 Stunden: die Striche 1 mm breit und schwach rosa gefärbt.
5,57	3,88	87 1/2	"	Die Striche solid, 2 mm breit und intensiv rosa gefärbt.	Nach 48 Stunden: zarte, 1/2 mm breite, schwach rosa gefärbte Striche. Nach 144 Std.: die Striche massiv und 2—3 mm breit. Intensiv rosa.
4,19	2,51	89 1/2	"	Die Striche massiv, rosa und 2—3 mm breit.	Nach 72 Stunden: die Striche 1 1/2—2 mm breit, schwach rosa. Nach 168 Std.: wie in der Kontrolle.

Fortsetzung der Tabelle.

1. Gesamt-druck	2. Sauerstoff-spannung	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
in Atmosphären					
2,86	1,68	92 ¾	Spuren d. Wachsens.	Die Striche sehr solid, 2 mm breit und stark rosa gefärbt.	Nach 72 Stunden: wie in der Kontrolle.
3,57	1,94	93	Kein Wachstum.	Die Striche massiv, 2—2½ mm breit und rosa gefärbt.	Nach 96 Stunden: fast wie in der Kontrolle.

Für rosa Hefe liegt also die maximale Sauerstoffspannung zwischen 1,68 und 1,94 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle V.

Bact. bruneum Schröter.

(Lehmann und Neumann „Atlas und Grundriß der Bakteriologie". 1896, Teil II, p. 256.)

1. Gesamt-druck	2. Sauerstoff-spannung	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
in Atmosphären					
6,99	5,40	90	Kein Wachstum.	Kräftig. Wachstum u. Farbstoffbildg.	Nach 96 Stunden: wie in der Kontrolle.
5,57	3,88	87 ½	"	Die Striche sind 2 mm breit und gelblich gefärbt.	Nach 48 Stunden: Spuren d. Wachstums. Nach 144 Std.: wie in der Kontrolle.
4,19	2,51	89 ½	"	Die Striche sind gelblich und 2 mm breit.	Nach 72 Stunden: die Striche ½ mm breit, äußerst schwach gefärbt. Nach 168 Std.: wie in der Kontrolle.
2,86	1,68	92 ¾	Die ziemlich gut gewachsenen Striche sind 1—1½ mm breit und stellenweise schwach gelblich gefärbt.	Die Striche sind äußerst massiv, 3—4 mm breit und intensiv gelbrötlich.	Nach 72 Stunden: wie in der Kontrolle, aber nur 2—2½ mm breit.
3,57	1,94	93	Kein Wachstum.	Die gelblich. Striche sind 1—1½ mm breit.	Nach 160 Stunden: wie in der Kontrolle.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Bact. bruneum* Schröter befindet sich zwischen 1,68 und 1,94 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle VI.

Phycomyces nitens.

1. Gesamtdruck (in Atmosphären)	2. Sauerstoffspannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
5,77	3,88	87 1/2	Kein Wachstum.	Kräftig gewachsen. Sporenbildung.	—
4,19	2,51	89 1/2	"	Üppiges Wachstum. Sporenbildung.	—
2,86	1,68	92 3/4	Schwach gewachs., stellenweise weißlich. Mycel. Keine Sporen.	Kräftig. Wachstum und Sporen.	—
3,57	1,94	93	Kein Wachstum.	Kräftig gewachsen. Sporen.	—

Demgemäß liegt die maximale Sauerstoffspannung für *Phycomyces nitens* zwischen 1,68 und 1,94 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Beim Stehenlassen der Versuchskulturen kamen unglücklicherweise stets Verunreinigungen vor. Daher habe ich von der Mitteilung der diesbezüglichen Angaben Abstand nehmen müssen.

Tabelle VII.

Spirillum volutans.

1. Gesamtdruck (in Atmosphären)	2. Sauerstoffspannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
3,38	2,25	94	Kein Wachstum.	Die Striche sind 2 mm breit.	Nach 120 Stunden: ziemlich schwach gewachsen.
2,86	1,68	92 3/4	Die Striche sind sehr zart und nur ca. 1/2 mm breit.	"	Nach 72 Stunden: wie in der Kontrolle.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Spirillum volutans* liegt zwischen 1,68 und 2,25 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle VIII.

Bacillus pyocyaneus.

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
3,33	2,18	127 1/4	Kein Wachstum.	Die ganze Gelatine ist verflüssigt. Schwache Farbstoffbildung.	Nach 120 Stunden: wie in der Kontrolle.
2,25	1,26	65 1/2	Wie in d. Kontrolle.	Die Hälfte der Gelatine ist verflüssigt.	—
3,86	1,46	87	Gelatine zur Hälfte verflüssigt. Kein Farbstoff.	Die Gelatine zur Hälfte verflüssigt und schwach gelblich gefärbt.	Nach 72 Stunden: die Verflüssigung vollständig; kein Farbstoff.
8,80	1,81	89 3/4	2/3 Gelatine etwa verflüssigt. Kein Farbstoff.	Die ganze Gelatine verflüssigt u. gelb gefärbt.	Nach 168 Stunden: wie in der Kontrolle, aber Farbstoff ist bedeutend schwächer gebildet.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Bacillus pyocyaneus* liegt zwischen 1,81 und 2,18 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle IX.

Bacillus mycoides.

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
3,33	2,18	127 1/4	Kein Wachstum.	Totale Verflüssigung der Gelatine.	Nach 192 Stunden: kein Wachstum.
2,25	1,26	65 1/2	Wie in d. Kontrolle.	Die Gelatine ist völlig verflüssigt.	—
3,57	1,94	95	Spuren von Wachstum und Verflüssigung; die Striche sind stellenweise etwas vertieft.	Totale Gelatineverflüssigung.	Nach 160 Stunden: wie in der Kontrolle.

Die maximale Sauerstoffspannung liegt für *Bacillus mycoides* zwischen 1,94 und 2,18 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle X.

Bacillus fluorescens liquefaciens.

1. Gesamt-druck	2. Sauerstoff-spannung	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
in Atmosphären					
8,13	6,32	93	Kein Wachstum.	Eine totale Verflüssigung. Die Gelatine ist gelblichgrün gefärbt. Fluoreszenz.	Nach 96 Stunden: wie in der Kontrolle.
6,66	4,84	92 ¼	"	Die Gelatine ist zur Hälfte verflüssigt, fluoreszierend u. schwach grüngelb gefärbt.	Nach 48 Stunden: schwach verflüssigt und gefärbt.
5,57	3,88	87 ½	"	Fast ganz verflüssigt. Grüngelblich.	Nach 48 Stunden: ca. ⅓ ist verflüssigt, schwach grüngelblich. Nach 144 Stunden: ca. ¾ der Gelatine ist schon verflüssigt.
4,19	2,51	89 ½	"	Totale Verflüssigung der Gelatine. Deutliche grüngelbe Farbe.	Nach 72 Stunden: wie in der Kontrolle, aber noch kein Farbstoff. Nach 168 Std.: das obere Drittel der Gelatine ist schwach grüngelb.
2,86	1,68	92 ¾	Die Striche sind vertieft; ca. ⅓ der Gelatine ist verflüssigt.	Die gesamte Gelatine ist verflüssigt. Grüngelb.	Nach 72 Stunden: totale Verflüssigung, aber nur Spuren von Farbstoff.
3,57	1,94	93	Spuren v. Gelatineverflüssigung. Die Striche stellenweise vertieft.	Ganz verflüssigt. Grüngelbe Farbe.	Nach 80 Stunden: fast wie in der Kontrolle.

Demgemäß ist die maximale Sauerstoffspannung für *Bacillus fluorescens liquefaciens* zwischen 1,94 und 2,51 Atmosphären Sauerstoffdruck zu finden.

Tabelle XI.

Aspergillus niger.

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
6,24	4,29	136 ¾	Kein Wachstum.	Kräftig. Wachstum, reichliche Sporenbildung.	Nach 168 Stunden: wie in der Kontrolle.
3,94	3,22	179 ¾	"	Kräftig. Wachstum. Sporen.	Nach 180 Stunden: wie in der Kontrolle.
4,19	2,51	89 ½	"	Gutes Wachstum. Sporenbildung.	Nach 72 Stunden: ca. ⅓ des Brotes ist mit Mycel bedeckt. Stellenweise Sporen. Nach 168 Stunden: wie in der Kontrolle.
2,25	1,26	65 ½	Wie in d. Kontrolle.	Mäßiges Wachstum. Selten Sporen.	—
3,57	1,94	93	Stellenw. schwach gewachsen. Mycel. Keine Sporen.	Gutes Wachstum u. Sporenbildung.	Nach 120 Stunden: wie in der Kontrolle.

Die maximale Sauerstoffspannung liegt somit für *Aspergillus niger* zwischen 1,94 und 2,51 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XII.

Sarcina lutea.

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
6,99	5,40	90	Kein Wachstum.	Kräftiges Wachstum, schwach gelblich, keine Verflüssigung.	Nach 96 Stunden: wie in der Kontrolle.
5,57	3,88	87 ½	"	Die Striche sind 1 mm breit und orangengelb gefärbt.	Nach 48 Stunden: Spuren von Wachstum. Nach 144 Stunden: wie in der Kontrolle.
4,19	2,51	89 ½	Die farblos. Striche sind teilweise unterbrochen, fast durchsichtig und ½ mm breit.	Die massiven orangengelben Striche sind 1 mm breit.	Nach 72 Stunden: die Striche sind 1 mm breit und schwach gefärbt. Nach 168 Std.: wie in der Kontrolle.

(Fortsetzung der Tabelle.)

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
4,71	3,18	93	Kein Wachstum.	Die soliden Striche sind 1—1 1/2 mm breit und intensiv orangengelb gefärbt.	Nach ca. 200 Stunden: fast wie in der Kontrolle.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Sarcina lutea* liegt zwischen 2,51 und 3,18 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XIII.

Vibrio albensis Lehm. et Neum.

(Lehmann und Neumann, a. a. O. p. 340.)

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
6,66	4,84	92 1/4	Kein Wachstum.	Mäßiges Wachstum. Die Striche sind etwas vertieft und die Gelatine zum Teil verflüssigt.	Nach 96 Stunden: kein Wachstum. Nach 144 Stunden: Spuren von Wachstum.
5,57	3,88	87 1/2	"	Die Striche sind verflüssigt, die Vertiefungen sind sind ca. 3 mm breit.	Nach 48 Stunden: Spuren von Wachstum. Nach 144 Stunden: sehr schwach gewachs.
4,19	2,51	89 1/2	Die Striche sind schwach vertieft und verflüssigt. Ihre Breite beträgt ca. 1 mm.	Die Striche sind stark verflüssigt, etwa 1 1/2 mm breit.	Nach 168 Stunden: wie in der Kontrolle.
4,71	3,18	93	Kein Wachstum.	Mäßiges Wachstum. Die Striche sind ziemlich tief verflüssigt und ca. 1 mm breit.	Nach 624 Stunden: fast kein (?) Wachstum.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Vibrio albensis* liegt also zwischen 2,51 und 3,18 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XIV.

Penicillium glaucum.

1. Gesamtdruck	2. Sauerstoffspannung	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
in Atmosphären					
6,24	4,29	136¾	Kein Wachstum.	Kräftig. Wachstum.	Nach 96 Stunden: schwach gewachsen.
4,89	3,63	113½	"	Kräftig. Wachstum u. reichl. Sporenbildung.	Nach 120 Stunden: ziemlich schwach gewachsen.
3,94	3,22	90	Mycel, aber keine Sporen gebildet.	Kräftig. Wachstum. Sporen.	Nach 96 Stunden: das Wachstum ist weiter vorgeschritt. Sporen.

Für *Penicillium glaucum* liegt die maximale Sauerstoffspannung zwischen 3,22 und 3,63 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XV.

Mucor stolonifer.

1. Gesamtdruck	2. Sauerstoffspannung	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
in Atmosphären					
6,24	4,29	136¾	Kein Wachstum.	Kräftig. Wachstum u. reichl. Sporenbildung.	Nach 144 Stunden: Mäßiges Wachstum. Sporen.
4,89	3,63	113½	"	Kräftig. Wachstum. Sporen.	Nach 168 Stunden: zieml. gut gewachsen. Sporen.
3,94	3,22	90	Stellenweise weißliches Mycel. Die Sporen fehlen.	Kräftig gewachsen. Reichliche Sporenbildung.	Nach 24 Stunden: vereinzelte Sporen. Nach 48 Stunden zahlreiche Sporen.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Mucor stolonifer* liegt somit zwischen 3,22 und 3,63 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XVI.

Bacillus subtilis.

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
6,99	5,40	90	Kein Wachstum.	Totale Verflüssigung. Kahmhäute.	Nach 96 Stunden: wie in der Kontrolle.
5,57	3,88	87 1/2	"	Die Gelatine ist mehr als z. Hälfte verflüssigt. Kahmhäute.	Nach 48 Stunden: Spuren d. Wachstums: ca. 1/4 der Gelatine ist flüssig. Nach 144 Stunden: wie in der Kontrolle.
4,19	2,51	89 1/2	Die Gelatine ist fast vollständig verflüssigt. Kahmhäute fehlen.	Totale Verflüssigung. Kahmhäute.	Nach 72 Stunden: wie in der Kontrolle.
4,71	3,18	93	Spuren von Wachstum. Die Striche sind deutlich verflüssigt.	Die ganze Gelatine ist verflüssigt. Kahmhäute.	Nach 96 Stunden: fast wie in der Kontrolle.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Bacillus subtilis* liegt also zwischen 3,18 und 3,88 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XVII.

Proteus vulgaris.

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
3,94	3,22	90	ca. 1/3 der Gelatine ist verflüssigt.	Gelatine vollständig verflüssigt	Nach 96 Stunden: wie in der Kontrolle.
4,89	3,63	113 1/2	Die Striche sind schwach verflüss., d. übrige Gelatine bleibt intakt.	Die ganze Gelatine ist verflüssigt.	Nach 120 Stunden: fast wie in der Kontrolle.
5,80	4,35	113 1/2	Kein Wachstum.	Totale Verflüssigung der Gelatine.	Nach 48 Stunden: kein Wachstum. Nach 170 Stunden: ca. 1/2 d. Gelatine verflüssigt.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Proteus vulgaris* liegt zwischen 3,63 und 4,35 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XVIII.

Bacillus α (unter dieser Bezeichnung von Herrn Eckardt erhalten): schwach bewegliche Stäbchen, ca. 1—2 μ lang, $^1/_3$—$^1/_2$ μ dick. Gelatineplattenkulturen sind äußerst klein, erscheinen nur nach 2—4 Tagen, sind rund und vergrößern sich langsam und wenig. Gelatinestriche sind ziemlich massiv, weißlich, glänzend, mit scharfem Rande. Gelatinestichkulturen verbreiten sich über die ganze Oberfläche, in die Tiefe wachsen sie gleichmäßig bis zum Boden und haben ein bändchenähnliches Aussehen. Keine Verflüssigung der Gelatine. Fleischextraktbouillon ist nach 24 Stunden schon ganz trübe, nach zwei Tagen setzt sich ein reichlicher feinflockiger weißlicher Bodensatz ab. An der Oberfläche ist ein derbes Häutchen vorhanden. Kartoffelstrichkulturen stellen schmutzige chokoladefarbige Auflagerung vor, die sich allmählich verbreitert und schleimglänzend wird. Agarstich- und Agarstrichkulturen sind denen der Gelatine ähnlich. Fakultativanaërob.

1. Gesamtdruck (in Atmosphären)	2. Sauerstoffspannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
3,35	2,22	63 $^3/_4$	Das Wachstum ist sehr wenig abgeschwächt.	Kräftig.	—
4,79	3,25	112	Spuren von Wachstum.	Die Striche sind ca. 3 mm breit.	96 Stunden: wie in der Kontrolle.
5,80	4,35	113 $^1/_2$	Kein Wachstum.	Die Striche sind etwa 2 mm breit.	48 Stunden: wie in der Kontrolle.
5,57	3,88	87 $^1/_2$	Die Striche sind $^1/_2$ mm br., äußerst zart u. fast durchsichtig.	Die ziemlich soliden Striche sind ca. 1 $^1/_2$—2 mm breit.	48 Stunden: die Striche sind noch zieml. zart, aber schon 1—1 $^1/_2$ mm breit.

Demzufolge liegt die maximale Sauerstoffspannung für *Bacillus α* zwischen 3,88 und 4,35 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XIX.

Bacillus δ (unter dieser Bezeichnung von Herrn Eckardt erhalten): aus Erde isoliert; Gelatinestriche massiv, in der Mitte der Striche enge, schwach vertiefte Furche, die Ränder dagegen etwas erhaben, lappenförmig; rötlich gefärbt, schwach glänzend. Der Gelatinestich verläuft gleichmäßig bis zum Boden, hat ein bändchen-

ähnliches Aussehen; die Mitte des Stichbändchens ist fast durchsichtig, die Ränder dagegen massiver und aus den vereinzelten kleinen naheliegenden Kolonien zusammengestellt; an der Oberfläche ist etwa $^1/_2$ Gelatine bedeckt. Keine Verflüssigung der Gelatine. Fakultativanaërob.

1. Gesamtdruck (in Atmosphären)	2. Sauerstoffspannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
3,35	2,22	$63^3/_4$	Das Wachstum ist etw. abgeschwächt.	Kräftig. Wachstum. Farbstoffbildung.	—
4,79	3,25	112	Die Striche sind stellenweise unterbrochen und nur ca. 1 mm breit.	Die ziemlich massiven, schwach rötlich gefärbten Striche sind ca. 2—3 mm breit.	96 Stunden: fast wie in der Kontrolle.
5,80	4,35	$113^1/_2$	Kein Wachstum.	Die Striche sind 1—3 mm breit, rosa gefärbt.	48 Stunden: gutes Wachstum und Spuren von Farbstoff.
5,57	3,88	$87^1/_2$	Spuren des Wachsens. Die Striche sind $^1/_2$ mm breit sehr zart und mitunter durchsichtig.	Die soliden Striche sind $1^1/_2$—2 mm breit und intensiv rötlich gefärbt.	48 Stunden: die feinen Striche sind ca. $^1/_2$ bis 1 mm breit, sehr schwach gefärbt. 144 Stunden: fast wie in der Kontrolle.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Bacillus δ* liegt zwischen 3,88 und 4,35 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XX.

Bacterium coli commune.

1. Gesamtdruck (in Atmosphären)	2. Sauerstoffspannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
5,94	4,09	$68^1/_2$	Die Striche sind $^1/_2$ mm breit.	Gutes Wachstum. Die Striche sind ca. 2—$2^1/_2$ mm breit.	72 Stunden: fast wie in der Kontrolle.
6,66	4,84	$92^1/_2$	Kein Wachstum.	Die Striche sind $1^1/_2$—2 mm breit.	48 Stunden: wie in der Kontrolle.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Bact. coli commune* liegt zwischen 4,09 und 4,84 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XXI.

Bacillus prodigiosus.

1. Gesamtdruck in Atmosphären	2. Sauerstoffspannung in Atmosphären	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
4,73	3,85	45¾	Die ganze Gelatine ist verflüss. Farbstoff aber fehlt.	Totale Verflüssigung, reichliche Farbstoffbildung.	Nach 72 Stunden: Farbstoffbildung.
6,44	5,14	45½	Gelatine etwa zur Hälfte verflüssigt; kein Farbstoff.	"	Nach ca. 60 Stunden: fast wie in der Kontrolle.
8,13	6,32	93	Kein Wachstum.	Die ganze Gelatine verflüssigt; Farbstoff.	Nach 96 Stunden: wie in der Kontrolle.
7,37	5,45	88	Schwaches Wachstum. Die Striche und ca. ¼ der Gelatine sind verflüss. Kein Farbstoff.	Die ganze Gelatine ist verflüss. Reichlicher Farbstoff.	48 Stunden: fast wie in der Kontrolle.

Demgemäß liegt die maximale Sauerstoffspannung für *Bacillus prodigiosus* zwischen 5,45 und 6,32 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XXII.

Bacillus intracis (unter dieser Bezeichnung von Herrn Eckardt erhalten): Gelatinestriche — ziemlich massiv, glänzend, mit längs verlaufenden Linien bedeckt; die Ränder etwas erhaben, lappenförmig; weißlich; keine Verflüssigung. Gelatinestichkulturen wachsen gleichmäßig fast bis zum Boden. Der obere Teil ist trichterförmig vertieft. In der Tiefe der Gelatine hat der Stich ein bändchenähnliches Aussehen. Das Bändchen ist stellenweise feinkörnig. Fakultativanaërob.

1. Gesamtdruck in Atmosphären	2. Sauerstoffspannung in Atmosphären	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
3,33	2,18	63½	Fast wie in der Kontrolle.	Kräftig.	—
4,79	3,25	112	Wachstum unbedeutend abgeschwächt.	Kräftig.	Nach 96 Stunden: wie in der Kontrolle.

(Fortsetzung der Tabelle.)

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
5,80	4,35	113 ½	Schwaches Wachstum. Die Striche sind ½ mm breit.	Die soliden Striche sind ca. 1 mm breit.	48 Stunden: schwache Fortschritte.
6,66	4,84	92 ¼	Sehr schwach. Die Striche sind zart und nur ½ mm breit.	Die Striche sind ca. 1—1 ½ mm breit und etwas vertieft.	48 Stunden: etwas schwächer als in der Kontrolle.
7,37	5,45	88	Die zarten und fast durchsichtigen Striche sind ca. ⅓ mm breit.	Die Striche sind ziemlich massiv u. 1 mm breit.	Nach 48 Stunden: fast wie in der Kontrolle.
9,65	6,79	88 ¼	Die äußerst zarten durchsicht. Striche sind ca. ¼ mm breit.	Die Striche sind 1 mm breit und etwas vertieft.	Nach 72 Stunden: wie in der Kontrolle.
12,50	9,38	93	Kein Wachstum.	Die Striche sind ca. 1 mm breit.	72 Stunden: Die Striche sind stellenweise ganz unterbrochen, durchschnittl. ½ mm breit.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Bacillus intracis* befindet sich somit zwischen 6,79 und 9,38 Atmosphären Sauerstoffdruck.

Tabelle XXIII.

Micrococcus laevolans (unter dieser Bezeichnung von Herrn Eckardt erhalten): Gelatinestriche sind sehr massiv, weit verbreitet, schleimig und glänzend, fast spiegelnd; strukturlos; die Ränder bilden keine Lappen und sind nur schwach wellenförmig; weißschmutzig gefärbt; nicht verflüssigend. Der Gelatinestich verläuft bis zum Boden gleichmäßig in der Form eines dünnen Bändchens; an der Oberfläche verbreitet sich das Wachstum über die ganze Gelatine. Fakultativanaërob.

1. Gesamt-druck (in Atmosphären)	2. Sauerstoff-spannung (in Atmosphären)	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
3,33	2,18	63 ½	Die Striche sind 1 mm breit.	Die Striche sind 2—4 mm breit.	—

(Fortsetzung der Tabelle.)

1. Gesamtdruck	2. Sauerstoffspannung	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
in Atmosphären					
4,79	3,25	112	Die Striche sind ca. $^1/_2$—1 mm breit.	Die mächtig. Striche sind 4—5 mm br.	96 Stunden: wie in der Kontrolle.
5,80	4,35	$113^1/_2$	Die zarten, fast durchsichtigen Striche sind ca. $^1/_3$—$^1/_2$ mm breit.	Die mächtig. Striche sind ca. 3—5 mm breit.	48 Stunden: wie in der Kontrolle.
6,66	4,84	$92^1/_4$	Die äußerst feinen Striche sind $^1/_3$ mm breit.	Die äußerst dicken Striche sind 4 bis 5 mm breit.	48 Stunden: fast wie in der Kontrolle.
7,37	5,45	88	Die durchsichtigen Striche sind etwa $^1/_3$ mm breit.	Die massiv. Striche sind 2—3 mm br.	48 Stunden: die Striche sind $1^1/_2$—2 mm breit.
9,65	6,79	$88^1/_4$	Die sehr zarten Striche sind ca. $^1/_3$ mm breit.	Die massiv. Striche sind 2—3 mm br.	48 Stunden: die Striche sind $1^1/_2$—2 mm breit.
12,50	9,38	93	Spuren von Wachstum.	Die mächtig. Striche sind ca. 2—$3^1/_2$ mm breit.	72 Stunden: die Striche sind dick und 2 mm breit.

Tabelle XXIV.

Bacillus γ (unter dieser Bezeichnung von Herrn Eckardt erhalten): aus Erde isoliert. Die Gelatinestriche sind ziemlich massiv, in allen Zonen gleichmäßig gewachsen, schwach rosagrau gefärbt, glänzend; die Ränder sind schwach erhaben und bilden winzige Läppchen. Keine Verflüssigung. Gelatinestich: nagelförmig, gleichmäßig bis zum Boden gewachsen, bändchenähnliches Aussehen, schwach gelblichrosa gefärbt und mit feinlappenförmigem Rande versehen. Fakultativanaërob.

1. Gesamtdruck	2. Sauerstoffspannung	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
in Atmosphären					
3,35	2,22	$63^3/_4$	Wachstum ist unbedeutend abgeschw.	Kräftig.	—
4,79	3,25	112	Etwas schwächer. Kein Farbstoff.	Die Striche sind 1 mm breit und schwach gefärbt.	96 Stunden: wie in der Kontrolle, aber kein Farbstoff.

(Fortsetzung der Tabelle.)

1. Gesamt-druck	2. Sauerstoff-spannung	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
in Atmosphären					
5,80	4,35	$113\frac{1}{2}$	Die Striche sind ca. $\frac{1}{2}$ mm breit.	Die Striche sind 1 mm breit und massiver.	48 Stunden: wie in der Kontrolle.
6,66	4,84	$92\frac{1}{4}$	Die Striche sind zart und ca. $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ mm breit.	Die Striche ca. 1 bis $1\frac{1}{2}$ mm breit.	Nach 48 Stunden: die Striche werden dicker und 1 mm breit.
7,37	5,45	88	Die farblos. Striche sind ziemlich zart, teilweise durchsichtig und $\frac{1}{3}$ mm breit.	Die Striche sind massiv, 1 mm breit und schwach rosa gefärbt.	48 Stunden: wie in der Kontrolle.
9,65	6,79	$88\frac{1}{4}$	Die Striche sind äußerst fein, ca. $\frac{1}{2}$ mm breit.	Die rosa gefärbten Striche sind ca. 1 mm breit und massiv.	72 Stunden: wie in der Kontrolle.
12,50	9,38	93	Die äußerst zarten Striche sind farblos, durchsichtig und ca. $\frac{1}{2}$ mm breit.	Die massiv. Striche sind $1\frac{1}{2}$—2 mm breit und schwach rosagelbl. gefärbt.	Nach 72 Stunden: die massiven Striche sind ca. 1 mm breit; kein Farbstoff.

Tabelle XXV.

Bacillus ε (unter dieser Bezeichnung von Herrn Eckardt erhalten): aus Erde isoliert. Die Gelatinestriche sind ziemlich zart, stellenweise aus vereinzelten, äußerst kleinen, runden Kolonien bestehend, weiß, etwas vertieft, schwach glänzend; eine Mittellinie vorhanden, die Ränder stellenweise lappenförmig. Die Gelatinestichkulturen wachsen bis zum Boden, gleichmäßig, trichterförmig, bändchenähnlich mit schwach lappenförmigen Rändchen. Keine Verflüssigung der Gelatine. Fakultativanaërob.

1. Gesamt-druck	2. Sauerstoff-spannung	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
in Atmosphären					
3,35	2,22	$63\frac{3}{4}$	Fast normal. Wachstum.	Kräftig.	—
4,79	3,25	112	Wachst. ist bedeut. abgeschwächt.	"	Nach 96 Stunden: wie in der Kontrolle.

(Fortsetzung der Tabelle.)

1. Gesamt-druck	2. Sauerstoff-spannung	3. Versuchsdauer in Stunden	4. Versuch	5. Kontrolle	6. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 4) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
in Atmosphären					
5,80	4,35	113 1/2	Die Striche ca. 1/2 mm breit.	Die Striche 1 mm breit.	48 Stunden: kleine Fortschritte.
6,66	4,84	92 1/4	Die Striche sind dünn und zart, ca. 1 mm breit.	Die massiv. Striche sind ca. 2 mm breit.	48 Stunden: die Striche sind 1 mm breit, aber massiver.
7,37	5,45	88	Die Striche sind zart und zum Teil durchsichtig, ca. 1/2 mm breit.	Die ziemlich massiven Striche sind 1 1/2 mm breit.	48 Stunden: die Striche sind 1 mm breit und etwas solider geword.
9,65	6,79	88 1/4	Die Striche sind 1/2 mm breit.	Die schwach vertieften Striche sind 1—1 1/2 mm breit.	72 Stunden: wie in der Kontrolle.
12,50	9,38	93	Die Striche sind zart, fast durchsichtig und ca. 1/2 mm breit.	Die Striche sind massiv und ca. 1—1 1/2 mm breit.	Nach 72 Stunden: die Striche sind massiver und ca. 3/4—1 mm breit geworden.

Die maximale Sauerstoffspannung für *Micr. laevolans*, *Bac.* γ und *Bac.* ε liegt somit höher als bei 9,38 Atmosphären Sauerstoffdruck. Da alle diese Formen, nur mit Ausnahme des weniger resistenten *Micr. laevolans*, bei 9,38 Atm. O_2 fast so gut wie bei 4,35 Atm. O_2 wuchsen, so scheint die maximale Sauerstoffspannung für sie bedeutend höher als bei 9,38 Atm. O_2 zu liegen. Von der bedeutenden Erhöhung des Gesamtdruckes aber, welche sich für die genaue Ermittelung der maximalen Sauerstoffspannung voraussichtlich notwendig machte, mußte ich deshalb Abstand nehmen, weil der angewandte Druck von 9,38 Atm. O_2 einem Gesamtdruck von 12,50 Atm. entsprach, ich aber 15 Atm.[1]) nicht überschreiten durfte.

B. Mögliche Versuchsfehlerquellen.

Die in den Tabellen I—XXV zusammengefaßten Versuche wurden nicht unter absolut gleichen Bedingungen ausgeführt. Es fragt sich daher, ob und wie weit die ermittelten Resultate

1) Das betreffende Manometer ist 30 kg pro 1 ccm stark. Bekanntlich garantieren die Firmen nur für die Hälfte des auf ihren Manometern angebrachten Grenzdruckes.

durch die zugelassenen Differenzen in der Versuchsanordnung alteriert wurden?

Um diese Frage zu beantworten, habe ich den Einfluß jeder der vier zugelassenen Versuchsdifferenzen detailliert erörtert.

1. Die Bedeutung der absoluten Menge des Sauerstoffs.

Bei der Ausführung der obigen Versuche wurde mit beiden Apparaten gearbeitet. Der eine derselben besitzt, wie oben erwähnt, eine dreimal größere Kapazität als der andere. Demzufolge sind bei gleichen Sauerstoffspannungen die absoluten Mengen des Sauerstoffs in beiden Apparaten nicht gleich. Setzen wir nun den gleichen Sauerstoffverbrauch durch Bakterien in beiden Apparaten voraus, so wird das Verhältnis des konsumierten Sauerstoffs zu dem gebliebenen, und somit die Verminderung der Sauerstoffspannung, im kleineren Apparat beträchtlicher als im größeren sein. Auf diese Weise werden die im kleineren Apparat befindlichen Bakterien, ceteris paribus, sich günstigerer Bedingungen erfreuen.

Wenn dieser Fehler prinzipiell auch möglich ist, so ist er in Wirklichkeit aus naheliegenden Gründen ohne Belang. Zunächst waren die absoluten Mengen des Sauerstoffs in beiden Apparaten zu groß, um durch viertägigen Sauerstoffverbrauch einiger kümmerlich gedeihender Strichkulturen merklich vermindert zu werden. Ferner wurden die Gasanalysen, und somit die definitiven Bestimmungen der Höhe der Sauerstoffspannung, immer am Ende der Versuche ausgeführt. Schließlich habe ich, um diese Frage definitiv zu erledigen, folgende zwei Versuche angestellt. Der eine Versuch wurde im kleineren, der andere im größeren Apparat ausgeführt. Die übrigen Bedingungen waren möglichst gleich gehalten. Die Ergebnisse dieser Versuche ergeben sich aus den Tabellen XXVI und XXVII.

Tabelle XXVI.

Der kleinere (ca. 360 ccm fassende) Apparat.
Gesamtdruck der Luft 6,04 Atmosphären.
Sauerstoffspannung 1,29 Atmosphären.
Versuchsdauer 90 1/4 Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle
Rosa Hefe	Die Striche sind rosa gefärbt und ca. 1 ½—2 mm breit.	Die mächtigen rosa gefärbten Striche sind ca. 2—3 mm breit.
Bact. bruneum	Wie in der Kontrolle.	Die massiven Striche sind 2 mm breit und gelblich gefärbt.
Bac. cyanogenus	Die Striche sind ca. 1 mm breit. Farbstoffbildung.	Die Striche sind ca. 2 mm breit. Gelatine stark gebräunt.
Bac. pyocyaneus	Das Wachstum wie in der Kontrolle, aber kein Farbstoff.	Die Gelatine ist zur Hälfte verflüssigt. Grüngelbe Farbe und Fluoreszenz.

Tabelle XXVII.

Der größere (ca. 1080 ccm fassende) Apparat.
Gesamtdruck 3,86 Atmosphären.
Sauerstoffspannung 1,46 Atmosphären.
Versuchsdauer 87 Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle
Rosa Hefe	Die rosa gefärbten Striche sind ca. 1—2 mm, stellenweise sogar 3 mm breit.	Die mächtigen Striche sind 2 mm breit. Rosa Farbe.
Bact. bruneum	Wie in der Kontrolle.	Die Striche sind massiv und 1—2 mm breit. Farbstoff.
Bac. cyanogenus	Die Striche sind ca. ½—1 mm breit. Die Gelatine ist schwach braun.	Die Striche sind ca. 1—2 mm breit. Gelatine zum Teil stark gebräunt.
Bac. pyocyaneus	Das Wachstum gleicht dem der Kontrolle. Farbstoff fehlt.	Die Gelatine ist zur Hälfte verflüssigt, fluoreszierend und gelblich gefärbt.

Aus diesen Tabellen dürfte ersichtlich sein, daß die Differenzen in der absoluten Menge des Sauerstoffs, bei gleichen Spannungen desselben, keine wahrnehmbare Wirkung auf die Entwicklung der Bakterien ausüben.

2. Die Bedeutung des künstlich dargestellten Sauerstoffs.

Fast sämtliche Versuche sind mit dem aus der Bombe entnommenen, also auf künstlichem Wege dargestellten, nicht aber in der freien Luft befindlichen Sauerstoff ausgeführt. Allerdings wurde

der benutzte Sauerstoff stets sorgfältig gewaschen, jedoch wäre es immerhin möglich, daß dieser Sauerstoff trotzdem noch solche schädliche Verunreinigungen enthielt, die ungeachtet der angewendeten üblichen Waschlösungen unabsorbiert passierten.

Um die Möglichkeit dieses Fehlers zu prüfen, stellte ich zwei Versuche an: in dem einen wurde Luft, in dem anderen ein Gasgemisch, welches aus ca. 80 % Wasserstoff und ca. 20 % Sauerstoff aus der Bombe bestand, komprimiert. Die übrigen Bedingungen waren gleich. Die Resultate dieser Versuche zeigen, wie aus Tabelle XXVI und XXVIII zu ersehen ist, ohne weiteres, daß der benutzte Sauerstoff aus der Bombe genügende Reinheit besaß.

Tabelle XXVIII.

Das zu komprimierende Gasgemisch ist aus Wasserstoff und Sauerstoff aus der Bombe (20,54 % O_2) dargestellt.

Der kleinere Apparat.

Gesamtdruck 6,14 Atmosphären.

Sauerstoffspannung 1,26 Atmosphären.

Versuchsdauer 87 3/4 Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle
Rosa Hefe	Die Striche sind 2 mm breit. Farbstoff.	Die kräftig gewachsenen Striche sind rosa und 2—3 mm breit.
Bact. bruneum	Die Striche sind massiv, gelblich gefärbt und 1—3 mm breit.	Die massiven Striche sind gelblich und 2—4 mm breit.
Bac. cyanogenus	Die Striche sind 1 mm breit. Reichliche Farbstoffbildung.	Die Striche sind ca. 1 1/2 mm breit. Gelatine stark gebräunt.

3. Die Bedeutung des Druckes indifferenter Gase.

Bei der Ausführung der Versuche habe ich nur den Sauerstoffpartiärdruck im Auge gehabt. Da aber der prozentische Sauerstoffgehalt der zu komprimierenden Gasgemische in den verschiedenen Versuchen bedeutend variierte, so sind die Gesamtdrucke der Gasgemische bei gleichen Sauerstoffspannungen in den verschiedenen Versuchen bei weitem nicht gleich. Diese Differenzen sind allerdings ohne Belang, wenn der obenerwähnte P. Bertsche Satz, daß die

physiologisch schädliche Wirkung des komprimierten Gasgemisches nur von der Erhöhung der Sauerstoffspannung abhängt, richtig ist. Da aber die allgemeine Gültigkeit dieses Satzes schon mehrfach[1]) bestritten wurde, so schien es mir geboten, die Bedeutung des Druckes indifferenter Gase speziell für meine Objekte zu prüfen. Ich habe dazu einige Versuche angestellt, in denen die Gesamtdrucke bei gleichen Sauerstoffspannungen bedeutend variierten. Auf Grund der ermittelten Resultate — wie es durch Vergleichung der Tabellen XXVI und XXVIII mit der Tabelle XXVII, sodann der Tabelle XXIX mit der Tabelle XXX ersichtlich ist — darf ich behaupten, daß bei Kompression eines sauerstoffhaltigen Gasgemisches der Druck indifferenter Gase keinen wahrnehmbaren Einfluß auf die Entwicklung der Bakterien ausübt. Somit ist der erwähnte P. Bertsche Satz, wenigstens bezüglich der von mir untersuchten Bakterien, völlig bestätigt worden.

Tabelle XXIX.

Der kleinere Apparat.
Gesamtdruck des Gasgemisches (aus der Bombe) 3 Atm.
Sauerstoffspannung 1,84 Atmosphären.
Versuchsdauer 89 3/4 Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle	4. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
Rosa Hefe	Kein Wachstum.	Die Striche sind rosa und 2 mm breit.	Nach 72 Stunden: wie in der Kontrolle.
Bact. bruneum	„	Die Striche sind 2 bis 3 mm breit und gelb gefärbt.	Nach 72 Stunden: wie in der Kontrolle.
Bac. cyanogenus	„	Die Striche sind 1 bis 1 1/2 mm breit. Farbstoff.	Nach 168 Stunden: fast wie in der Kontrolle.

Diese Tabelle ist mit der folgenden zu vergleicheu.

1) Jaccard, Rev. génér. de Botan. 1893, t. 5, p. 354. Schaible, Fünfstücks Beitr. zur wissenschaftl. Botan., 1900, Bd. 4, p. 93—148. Jentys, a. a. O., p. 452.

Tabelle XXX.

Der kleinere Apparat.
Gesamtdruck der Luft 8,80 Atmosphären.
Sauerstoffspannung 1,81 Atmosphären.
Versuchsdauer 89 3/4 Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle	4. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
Rosa Hefe	Kein Wachstum.	Die mächtigen, rosa gefärbten Striche sind 2—2 1/2 mm breit.	Nach 96 Stunden: wie in der Kontrolle.
Bact. bruneum	In einem Röhrchen kein Wachstum. In dem anderen ein ca. 2—3 mm langer und ca. 3/4 mm breiter Strich. Kein Farbstoff.	Die massiven Striche sind ca. 1—2 mm breit. Reichliche Farbstoffbildung.	Nach 168 Stunden: wie in der Kontrolle.
Bac. cyanogenus	Unterbrochene Striche ca. 1/2 mm breit. Vereinzelte Kolon. Spuren von Farbstoff.	Die Striche sind 1 mm breit. Farbstoff.	Nach 80 Stunden: fast wie in der Kontrolle.

4. Die Bedeutung der Zeitdauer der Versuche.

Die Zeitdauer der Versuche betrug in der Regel 4 Tage, in einigen Fällen aber 2, 3 oder 6 Tage. Die gesteigerte Sauerstoffspannung kann aber die Entwicklung der Mikroorganismen nicht nur abschwächen, sondern vielleicht auch verlangsamen. Träfe das zu, so würde das Wachstum der Kulturen resp. die Erreichung seines Maximums längere Zeit beanspruchen. Von diesem Standpunkt aus betrachtet wäre es leicht möglich, daß die übliche Zeitdauer meiner Versuche zu kurz gewesen wäre und die dabei ermittelten Resultate zum guten Teil als voreilig angenommen zu gelten hätten. Um die tatsächliche Tragweite dieser Fehlerquelle klarzulegen, habe ich einen Versuch unter den üblichen Bedingungen angestellt, ihn jedoch 13 Tage lang fortgesetzt. Die Ergebnisse dieses Versuches sind in der Tabelle XXXI niedergelegt.

Tabelle XXXI.

Gesamtdruck 3 Atmosphären.
Sauerstoffspannung 1,72 Atmosphären.
Versuchsdauer 304 Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle	4. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
Rosa Hefe	Die Striche haben kein Wachstum aufzuweisen bis auf eine Stelle, wo eine rosa gefärbte, runde, im Halbmesser ca. 2—3 mm breite Kolonie vorhanden ist.	Die Striche haben sich in eine mächtige ca. 10 mm breite Masse vereinigt. Reichliche Farbstoffbildung.	Nach ca. 60 Stunden: nur vereinzelte runde Kolonien, die sich nach einigen Tagen in eine Masse vereinigen. Farbstoff.
Bact. bruneum	Nur vereinzelte Kolonien, die übrigens stellenweise eine Art von Strich ca. 1—2 mm breit bilden. Reichlich gefärbt.	Die ganze Oberfläche der Gelatine ist mit einer mächtigen gelborangen Auflagerung bedeckt.	Nach ca. 120 Stunden: die Vereinigung der Kolonien schon beendet.
Bac. cyanogenus	Vereinzelte runde, ca. 1 mm im Halbmesser, schwarz gefärbte Kolonien. Stellenweise ist schon die Vereinigung derselben vollzogen. Die Gelatine selbst ist ungefärbt.	Die Striche sind ca. 1 mm breit. Gelatine zum Teil schwarz gefärbt.	Nach 408 Stunden: anscheinend keine Veränderungen.
Bac. pyocyaneus	Vollständige Verflüssigung. Farbstoffspur.	Vollständige Verflüssigung. Farbstoffbildung.	In einigen Tagen tritt der Farbstoff reichlich auf.

Vergleicht man die Resultate dieser Tabelle mit denen der Tabelle III, IV, V und VIII, so ergibt sich, daß die Kulturen bei einer ca. 3 ½ mal verlängerten Zeitdauer des Versuches sich nur unbedeutend stärker entwickelt haben. Diese Verstärkungen aber würden für die von mir zugelassenen 2—3tägigen Versuchsdauerdifferenzen noch geringer sein. Jedenfalls sind die daraus entsprungenen Fehler zu geringfügig, um die gegenseitige Vergleichbarkeit der ermittelten Resultate beeinflussen zu können. Außerdem ist nicht zu übersehen, daß die oben angegebenen maximalen Sauerstoffspannungen für verschiedene Mikroorganismen nur annähernd von mir bestimmt sind.

Wie schon gesagt, läßt sich eine unbedeutende, aber deutliche Entwicklungsverstärkung durch ungefähr viermal verlängerte Versuchsdauer nicht verkennen. Diese Verstärkung bezieht sich jedoch nicht auf die sämtlichen auf dem Striche befindlichen Bakterien, was unter normalen Bedingungen wohl der Fall ist, sondern nur auf einige räumlich getrennte Strichpunkte. Solche eigenartige Verstärkung hat das Auftreten vereinzelter Kolonien zur Folge. Diese Erscheinung läßt sich wahrscheinlich dadurch erklären, daß die besäten Bakterien nicht gleich lebenskräftig oder — was fast dasselbe sagen will — nicht gleich akkommodationsfähig sind. Deshalb kommen unter ungünstigen, durch die höhere Sauerstoffspannung entstandenen Bedingungen nur die kräftigeren Individuen zur Entwicklung. Je mehr die Sauerstoffspannung gesteigert wird, je schwieriger somit die Entwicklungsbedingungen sich gestalten, desto zahlreichere Individuen werden sich nicht zu entwickeln vermögen. Bei einer genügend gesteigerten Sauerstoffspannung kommen nur vereinzelte Pioniere in Betracht, welche dauernd eine ihnen gleichkräftige Nachkommenschaft erzeugen und dadurch das oben beschriebene, eigentümliche Aussehen der Strichkulturen verursachen. Dauert der Versuch zu kurz, so gewinnen diese Kolonien zu geringe Dimensionen, um mit bloßem Auge wahrgenommen zu werden.

Wenn diese Erklärung zutrifft, so können die oben angegebenen Maxima bei genügend langer Versuchsdauer etwas aufwärts verschoben werden. Dann muß man aber für jede Bakterienart je nach den individuellen Unterschieden mehrere maximale Sauerstoffspannungen ermitteln. Wenn, dem gesagten zufolge, die Versuchsdauer eine aufwärts gerichtete Verschiebung der maximalen Sauerstoffspannung zustande bringen kann, so fragt sich, als was die von mir festgestellten Sauerstoffmaxima anzusehen sind? Meine Versuche wurden unter fast gleichen Bedingungen ausgeführt. Die zugelassenen Unterschiede in der Versuchsanordnung sind erwiesenerweise ohne Belang. Dementsprechend dürfen die in diesen Versuchen gefundenen Sauerstoffmaxima als durchschnittliche für die gegebene Zeitdauer angesehen werden. Für kräftigere Individuen jeder Bakterienart würde dieses Maximum zu niedrig sein, für schwächere dagegen ist es vielleicht schon zu hoch. Für die Mehrzahl der Individuen aber ist es richtig getroffen. Demzufolge darf es als ein allgemeines, durchschnittlich auf die gesamte Bakterienart bezügliches wohl angesehen werden.

C. Zusammenstellung der ermittelten Sauerstoffmaxima nebst den daraus zu ziehenden Schlüssen.

Jetzt, nachdem also die oben angedeuteten und besprochenen Versuchsfehlerquellen sich bei der experimentellen Prüfung ohne Belang erwiesen haben, scheint es mir geboten, die oben ermittelten maximalen Sauerstoffspannungen, der Übersichtlichkeit halber, in einer Tabelle zusammenzustellen.

Tabelle XXXII.

Bakterien- resp. Pilzart	Die maximale Sauerstoffspannung liegt zwischen den angegebenen Zahlen. In Atmosphären:
1. Schwefelbakterien Nathansohn	0,676—0,810
2. ***Bac.* β**	1,26—2,22
3. Rosa Hefe	1,68—1,94
4. *Bac. cyanogenus*	1,68—1,94
5. *Bact. bruneum*	1,68—1,94
6. *Phycomyces nitens*	1,68—1,94
7. *Spirillum volutans*	1,68—2,25
8. *Bac. pyocyaneus*	1,81—2,18
9. *Bac. mycoides*	1,94—2,18
10. *Bac. fluoresc. liquefac.*	1,94—2,51
11. *Aspergillus niger*	1,94—2,51
12. *Sarcina lutea*	2,51—3,18
13. *Vibrio albensis*	2,51—3,18
14. *Penicillium glaucum*	3,22—3,63
15. *Mucor stolonifer*	3,22—3,63
16. *Bac. subtilis*	3,18—3,88
17. ***Proteus vulgaris***	3,63—4,35
18. ***Bac.* α**	3,88—4,35
19. ***Bac.* δ**	3,88—4,35
20. ***Bact. coli commune***	4,09—4,84
21. ***Bac. prodigiosus***	5,45—6,32
22. ***Bac. intracis***	6,79—9,38
23. ***Micrc. laerolans***	9,38— ?
24. ***Bac.* γ**	9,38— ?
25. ***Bac.* ε**	9,38— ?

Aus der Tabelle XXXII lassen sich die folgenden Schlüsse ziehen:

1. Die fettgedruckten Arten sind fakultativ anaërob. Die übrigen, mit Ausnahme des *Bac. pyocyaneus* und *Sp. volutans*, deren

Sauerstoffbedürfnis nicht bekannt ist, gehören zu den Obligataëroben. Vergleicht man die Sauerstoffmaxima der Fakultativanaëroben mit denen der Obligataëroben, so ist wohl ersichtlich, daß die ersteren fast durchweg bedeutend höher als die letzteren liegen. Somit ist die oben besprochene Ansicht Chudjakows, daß die Fakultativanaëroben gegen gesteigerte Sauerstoffspannung empfindlicher als die Obligataëroben seien, endgültig widerlegt.

2. Während bei der gegebenen Sauerstoffspannung einige Mikroorganismen sich ganz vorzüglich entwickeln, bleibt das Wachstum der anderen vollständig aus. Dadurch ist ein neuer Beweis dafür erbracht, daß die Ursache des schädlichen Einflusses der gesteigerten Sauerstoffspannung nur in den Mikroorganismen selber und ihren spezifischen Fähigkeiten liegt.

3. Die verschiedenen Mikroorganismen bieten in bezug auf ihre maximalen Sauerstoffspannungen verschiedene Abstufungen, von den strengsten Obligatanaëroben an, die fast bei Spuren von Sauerstoff absterben, bis zu den Bakterien, die noch bei einer Sauerstoffspannung von ca. 9,5 Atmosphären mäßig gedeihen. Trägt man die maximalen Sauerstoffspannungen verschiedener Mikroorganismen auf der Ordinatenachse ein und ordnet man in derselben Reihenfolge die betreffenden Mikroorganismen auf der Abszissenachse an, so kann man unschwer eine Kurve konstruieren, welche den Verlauf der Empfindlichkeit dieser Organismen gegen gesteigerte Sauerstoffspannung in anschaulicher Weise darstellt. Diese Kurve beginnt unweit von dem Zusammentreffen beider Achsen, und zwar bei einem Punkt oberhalb der Abszissenachse. Dieser Punkt zeigt die Stellung des *Baktridium butyricum* an, dessen obere Sauerstoffgrenze ungefähr bei 0,001 Atm. Sauerstoffdruck liegt. Etwas höher befindet sich *Coltridium butyricum* mit seinem Maximum von ca. 0,003 Atm. O_2. Ihm folgen *Bac. oedematis maligni* und *Bac. tetani* mit ihren höheren Grenzen von ca. 0,005 Atm. O_2. Dann kommt der Rauschbrandbazillus, welcher noch bei 0,01 Atm. Sauerstoffdruck wächst. Diesen von Chudjakow untersuchten Obligatanaëroben schließen sich die Schwefelbakterien Winogradskys an, welche erst bei 0,2 Atmosphären Sauerstoffdruck absterben. Diesen Formen folgen dann die von mir untersuchten Schwefelbakterien Nathansohns mit ihrem Maximum von ca. 0,7 Atmosphären Sauerstoffdruck. Von diesem Punkte an steigt die Kurve immer steiler an bis zum *Bac.* ε mit seinem höher als bei 9,38 Atm. Sauerstoffdruck liegenden Maximum. Abgesehen von der ziemlich

bedeutenden Lücke zwischen dem Rauschbrandbazillus und den Schwefelbakterien Winogradskys hat somit fast jeder Punkt der beschriebenen Kurve zahlreiche Vertreter der bisher untersuchten Mikroorganismen aufzuweisen.

Aus dem Gesagten erhellt, daß jeder Mikroorganismus sich nur bis zu einer spezifisch verschiedenen Sauerstoffgrenze zu entwickeln vermag. Jedoch ist diese Grenze nicht konstant. Zunächst gilt eine solche Grenze nur durchschnittlich für jede Bakterienart. Tatsächlich lassen sich aber im Bereiche jeder Art je nach den ererbten oder erworbenen Eigenschaften verschiedener hierher gehöriger Individuen, wie schon betont wurde, mehrere sozusagen individuelle Sauerstoffmaxima konstatieren. Ferner lassen sich die Mikroorganismen voraussichtlich durch fortgesetzte Kultivierung in Gasgemischen mit allmählich steigernder Sauerstoffspannung an etwas höhere Sauerstoffgrenzen akkommodieren. Schließlich hängt die maximale Sauerstoffspannung ganz wesentlich von den Bedingungen des Daseins der Kulturen ab. Dabei kommen verschiedene Faktoren in Betracht, zB. das Alter des Organismus, das Entwicklungsstadium, die Temperatur und insbesondere das Nährmedium. Der letzte Faktor spielt vermutlich die wichtigste Rolle. Schon von vornherein darf es wohl nicht in Abrede gestellt werden, daß die Empfindlichkeit des Organismus gegen die gesteigerte Sauerstoffspannung durch Kultivierung in verschiedenen Nährlösungen sich bedeutend abschwächen läßt. Die experimentelle Verfolgung dieser Abhängigkeit wird vielleicht nähere Aufschlüsse über die Ursache der schädlichen Wirkung der gesteigerten Sauerstoffspannung gewähren. Dadurch aber kann man der kausalen Aufklärung des Atmungsmechanismus näher gebracht werden. In dieser Beziehung bieten die Mikroorganismen, als Formen, welche auf organische Nährsubstrate angewiesen sind, besondere Bequemlichkeiten für die experimentelle Forschung, deren Schwierigkeiten bereits oben angedeutet und besprochen wurden. Leider war es mir des Zeitmangels wegen unmöglich, auf die experimentelle Verfolgung dieser interessanten und überaus wichtigen Frage einzugehen.

Auf Grund des Gesagten ist die hohe Bedeutung des Nährmediums für das Wachstum der Mikroorganismen unter gesteigerter Sauerstoffspannung unverkennbar. Da ich aber in meinen Versuchen nur einen einzigen Nährboden angewendet habe, so fragt es sich, ob daraus nicht etwa ansehnliche Fehler entsprungen seien. Es ist ja immerhin möglich, daß die ermittelten Sauerstoffmaxima

unter Anwendung anderer Nährböden in einigen Fällen beträchtlich höher ausgefallen sein würden. Der Tragweite dieser Versuchsfehlerquelle war und bin ich mir wohl bewußt; aber trotzdem konnte ich nur auf die beschriebene Weise verfahren, denn um vergleichbare Resultate zu erhalten, war ich gezwungen, unter gleichen Bedingungen zu arbeiten. Es waren also entweder ein einziger Nährboden oder mehrere verschiedene für verschiedene Mikroorganismen, aber jedenfalls solche, auf welchen dieselben unter gesteigertem Sauerstoffdruck am besten gedeihen, anzuwenden. Von dem letzteren Verfahren mußte ich jedoch Abstand nehmen, da ich sonst erst die Frage der Bedeutung der Nährlösungen für das Wachstum der benutzten Mikroorganismen unter gesteigertem Sauerstoffdruck detailliert zu erledigen gehabt hätte. Deshalb habe ich nur einen einzigen Nährboden benutzt, und zwar einen der besten unter normalen Bedingungen. Chudjakow hat zwar nachgewiesen, daß der Nährwert der Lösungen sich durch gesteigerte Sauerstoffspannung umkehren läßt, dies gilt aber nur für einige konkrete Fälle. Eine allgemeine Gültigkeit hat diese These nicht. Anderseits kam es mir wesentlich darauf an, möglichst zahlreiche Versuche anzustellen. Dies war aber bei Benutzung von zwei Apparaten nur durch mögliche Verkürzung der Versuchsdauer zu erreichen. Kein Versuch durfte aber eher abgeschlossen werden, als bis die betreffenden Kontrollkulturen kräftig gewachsen waren. Da indessen die Kontrollkulturen sich unter normalen Bedingungen befanden, so mußte ich meinem Zwecke gemäß einen unter normalen Bedingungen guten Nährboden anwenden.

D. Wirkungsweise der maximalen und supramaximalen Sauerstoffspannungen auf pflanzliche Mikroorganismen.

Bei der maximalen und supramaximalen Sauerstoffspannung bleibt jegliche Entwicklung der Mikroorganismen aus. Ob aber dabei der Organismus abgetötet oder nur in seiner Entwicklung gehemmt ist, kann man leicht entscheiden, indem man die betreffenden Kulturen nach dem Abschluß des Versuches unter normale Bedingungen bringt. Die betreffenden Angaben, welche somit die Wirkungsweise der gesteigerten Sauerstoffspannung präzisieren können, befinden sich in den Tabellen I—XXV. Aus diesen ist zu ersehen, daß die abtötende Wirkung der gesteigerten

Sauerstoffspannung nur für die Schwefelbakterien Nathansohns und *Bac. mycoides* konstatiert wurde. Mit *Bac. β* und *Vibrio albensis* wurden widersprechende Resultate erhalten. Die übrigen Arten aber starben, selbst bei Sauerstoffspannungen, welche bedeutend höher als die maximalen lagen, nicht ab, wurden jedoch merklich geschädigt. Die Schädigung gibt sich dadurch kund, daß das Wachstum in den meisten Fällen etwas später anfängt und etwas langsamer verläuft. Zum Beispiel nimmt der Wachstumsgrad, welcher unter normalen Bedingungen in drei Tagen erzielt wird, hier, je nach der Höhe der angewendeten Sauerstoffspannung, vier bis sieben Tage in Anspruch. Ebenso tritt die Farbstoffbildung später und langsamer ein. Augenscheinlich waren für diese Arten entweder die angewendeten Sauerstoffdrucke noch zu niedrig oder die Versuchsdauer war zu kurz. Ich habe daher einen Versuch angestellt, der bei einem möglichst hoch gesteigerten Sauerstoffdruck ca. zwei Wochen fortgesetzt wurde. Für diesen Versuch, dessen Resultate in der Tabelle XXXIII angegeben sind, wurden Arten mit relativ niedrigen Sauerstoffmaxima ausgewählt.

Tabelle XXXIII.

Gesamtdruck 12,69—11,12 Atmosphären.
Sauerstoffspannung 9,09—7,96 „
Versuchsdauer 333 ³/₄ Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle	4. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
Bact. bruneum	Kein Wachstum.	Die ganze Oberfläche der Gelatine ist mit einer mächtigen orangengelben Auflagerung bedeckt.	Nach 48 Stunden: kein Wachstum. 120 Std.: in einem Röhrchen vereinzelte Kolonien v. ca. $^1/_4$—$^1/_2$ mm Durchmesser. In dem anderen schon nach 96 Stunden gelblicher Strich, ca. 1—1 $^1/_2$ mm breit. 168 Std.: das Wachstum im ersten Röhrchen gleicht dem des zweiten.

(Fortsetzung der Tabelle.)

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle	4. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
Bac. pyocyaneus	Kein Wachstum.	Vollständige Verflüssigung. Reichlich. grüngelber Farbstoff.	Nach 48 Stunden: kein Wachstum. 96 Std.: halbe Verflüssigung. 168 Std.: vollständige Verflüssigung, kein Farbstoff. 264 Std.: deutlicher Farbstoff, aber ziemlich schwach.
Bac. fluorescens liquefaciens	„	Völlige Verflüssigung. Schwarzbrauner Farbstoff.	Nach 48 Stunden: kein Wachstum. 120 Std.: vollständige Verflüssigung. Farbstoff. 264 Std.: wie in der Kontrolle gefärbt.
Bact. coli commune	„	Die Striche sind massiv und 1 mm breit.	Nach 48 Stunden: die Striche sind ca. $^1/_2$ bis $^3/_4$ mm breit. 120 Std.: wie in der Kontrolle.

Dieser Tabelle zufolge scheinen *Bact. coli commune* fast gar nicht, *Bac. fluorescens liquefaciens* unbedeutend, *Bact. bruneum* und *Bac. pyocyaneus* dagegen ziemlich stark gelitten zu haben. Die in diesem Versuch erzielten Schädigungen sind bedeutend stärker ausgefallen, als die der Tabellen V, VIII und X. Es kann daher kein Zweifel darüber bestehen, daß jeder Organismus durch kombinierte Einwirkung einer genügend hoch gesteigerten und genügend lange fortgesetzten Sauerstoffspannung zum Absterben gebracht werden kann. Wie hoch dieselbe steigen, bezw. einwirken muß, ist in erster Linie von der spezifischen Befähigung verschiedener Mikroorganismen abhängig. Man braucht bloß einerseits der Obligatanaëroben und Schwefelbakterien, anderseits der oben untersuchten Arten zu gedenken. Selbstverständlich sind diese spezifischen Befähigungen keine konstanten Größen. Durch verschiedene äußere Einflüsse lassen sie sich vermutlich in gewissen Grenzen verschieben.

E. Spezifische Empfindlichkeit gegen gesteigerte Sauerstoffspannung.

Überblickt man die Resultate der Tabellen I—XXV, und zwar jene, welche noch bei inframaximaler Sauerstoffspannung erhalten wurden, so ist in einigen Fällen klar gelegt: 1. bis zu welcher Sauerstoffspannung — diese bezeichne ich der Kürze wegen als eine obere Grenze der optimalen Sauerstoffspannung — die ganz normale Entwicklung stattfindet, 2. bei welcher Sauerstoffspannung — diese ist als die Stufe der schädlichen Wirkung der gesteigerten Sauerstoffspannung bezeichnet — die Entwicklung schwächer wird, 3. wie weit die gefundenen Stufen von den betreffenden Maxima, wo jegliche Entwicklung erlischt, entfernt sind.

Die Zahl derartiger Angaben ist begreiflicherweise für die Mikroorganismen mit höheren Sauerstoffmaxima größer. Für einige derjenigen Arten, welche die tieferen Sauerstoffmaxima besitzen, habe ich deshalb noch zwei Versuche ausgeführt. Es wurden bedeutend niedrigere Sauerstoffspannungen angewendet, als in den betreffenden Tabellen angegeben sind. Dadurch war die Möglichkeit gegeben, in der Glasglocke, also ohne Kompression, zu arbeiten, indem die Luft evakuiert und mit einem Sauerstoffgemisch ersetzt wurde[1]).

Tabelle XXXIV.

In einer Glasglocke, die ca. 1180 ccm faßt.
Bei dem Abschluß des Versuchs gefunden 88,3 % O_2.
Versuchsdauer 89 ½ Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle
Rosa Hefe	Wie in der Kontrolle.	Die mächtigen rosa gefärbten Striche sind 2—3 mm breit.
Bact. bruneum	desgl.	Die massiven gelblich gefärbten Striche sind ca. 1 ½—2 mm breit.
Bac. cyanogenus	Die Striche sind fast wie in der Kontrolle. Farbstoffbildung etwas abgeschwächt.	Die Striche sind ziemlich massiv und ca. 1 mm breit. Die Gelatine ist zum Teil stark gebräunt.
Bac. pyocyaneus	Die Verflüssig. ist nur wenig abgeschwächt. Farbstoff fehlt.	Die Gelatine ist fast gänzlich verflüssigt. Farbstoff.

1) Die Versuchsanordnung ist in dem II. Teil der vorliegenden Arbeit näher beschrieben

Tabelle XXXV.

Dieselbe Glasglocke.
Sauerstoffgehalt am Ende des Versuches 73,3%.
Versuchsdauer 90 Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle
Rosa Hefe.	Wie in der Kontrolle.	Die mächt. rosa gefärbt. Striche sind ca. 2—2 ½ mm breit.
Bact. bruneum	desgl.	Die Striche sind massiv und ca. 1 ½—2 ½ mm breit.
Bac. cyanogenus	Die Striche sind in der Regel ⅓—½ mm, stellenweise aber ca. 1 mm breit. Die Dicke der Striche u. die Farbstoffbildg. ist deutlich abgeschwächt.	Die Striche sind ca. 1 mm breit und ziemlich massiv. Die Gelatine ist braun.
Bac. pyocyaneus	ca. ⅓ der Gelatine verflüssigt. Kein Farbstoff.	Die Gelatine ist fast gänzlich verflüssigt. Farbstoff.

Die Ergebnisse dieser Tabellen sind mit den betreffenden Resultaten der Tabellen I—XXV der Übersichtlichkeit halber in der Tabelle XXXVI zusammengestellt.

Tabelle XXXVI.

1. Mikroorganismenart	2. Noch völlig normales Wachstum bei Sauerstoffdruck von Atmosphären	3. Merklich abgeschwächtes Wachstum bei Atmosphären O_2	4. Die maximale Sauerstoffspannung in Atmosphären
Schwefelbakt. Nathansohn	0,491	—	0,676—0,810
Bac. cyanogenus . . .	—	0,733	1,68—1,94
Rosa Hefe	0,883	1,26 (Tab. XXVIII)	1,68—1,94
Bact. bruneum . . .	1,46	—	1,68—1,94
Bac. pyocyaneus . . .	—	0,733	1,81—2,18
Bac. mycoides	1,26	—	1,94—2,18
Aspergillus niger . . .	1,26	—	1,94—2,51
Bac. fluoresc. liquefac. .	—	1,68	1,94—2,51
Bac. subtilis	—	2,51	3,18—3,88
Proteus vulg.	—	3,22	3,63—4,35
Bac. α	—	2,22	3,88—4,35
Bac. δ	—	2,22	3,88—4,35
Bac. prodigiosus . . .	—	3,85	5,45—6,32
Bac. intracis	2,18	3,25	6,79—9,38
Micr. laevolans . . .	—	2,18	9,38— ?
Bac. γ	—	2,22	9,38— ?
Bac. ε	2,22	3,25	9,38— ?

Die in der Tabelle XXXVI dargelegten Werte dürfen selbstredend nur als annähernde betrachtet werden. Es ist ja leicht möglich, daß die Entwicklung der Mikroorganismen auch bei etwas höheren Sauerstoffspannungen als die in Kolumne 2 angegebenen noch ganz normal verlaufen würde. Anderseits zeigen die in Kolumne 3 verzeichneten Werte, bei welchem Sauerstoffdruck die eben merkliche Abschwächung der normalen Entwicklung erst konstatiert wurde. Diese Abschwächung ist nicht in allen Fällen gleich stark. Bei größerer Zahl der Versuche und bei genauerer Methode der Vergleichung wäre es deshalb wohl möglich, die ermittelten Werte der Kolumne 3 etwas tiefer zu verschieben. Übrigens dürften diese Corrigenda die gefundenen Werte nur unbedeutend modifizieren. Deshalb lassen sich aus der Tabelle XXXVI schon jetzt folgende Schlüsse ziehen.

1. Die oberen Grenzen der optimalen Sauerstoffspannung sind ebenso wie die Stufen der schädlichen Wirkung gesteigerten Sauerstoffdruckes für verschiedene Mikroorganismen spezifisch verschieden.

2. Die oberen Grenzen der optimalen Sauerstoffspannung scheinen nicht von der Höhe des Sauerstoffmaxima abzuhängen. *Bact. bruneum* zB. wächst, während es sein Maximum zwischen 1,68 und 1,94 Atm. Sauerstoffdruck hat, ganz normal noch bei 1,46 Atm. O_2 fort. *Micr. laevolans* dagegen kann trotz seines hohen Maximums von 9,38 Atm. Sauerstoffdruck normal nur bei 2,22 Atm. O_2 gedeihen.

3. Die Stufen der schädlichen Wirkung der gesteigerten Sauerstoffspannung stehen auch in keinem einfachen Verhältnis zu den maximalen Sauerstoffdrucken. *Bac. cyanogenus*, Rosa Hefe und *Bact. bruneum* haben zB. das gleiche Maximum zwischen 1,68 und 1,94 Atm. Sauerstoffdruck, und trotzdem beginnt die Abschwächung in der Entwicklung für *Bac. cyanogenus* schon bei 0,733 Atm., für Rosa Hefe bei 1,26 Atm. und für *Bact. bruneum* höher als bei 1,46 Atm. Sauerstoffdruck. Anderseits liegen die maximalen Sauerstoffspannungen für *Bac. subtilis* und *Bac. prodigiosus* bedeutend tiefer als die des *Micr. laevolans*, und trotzdem sind die Stufen jener höher als diejenige des letzteren.

II. Teil.

Die minimalen Sauerstoffspannungen.

Da die Obligat- und Fakultativanaëroben ihr Sauerstoffminimum bei Null haben, so kommen in diesem Teil der Arbeit, sowohl in historischer als experimenteller Beziehung, nur die Obligataëroben[1]) in Betracht.

Historisches.

Wieler[2]) hat zuerst ausgedehnte Versuche über die Beeinflussung des Wachsens einiger Schimmelpilze durch verminderte Sauerstoffspannung ausgeführt. Er hat gefunden, daß „die Menge Sauerstoff, welche das Wachstum noch zu unterhalten vermag, sehr gering ist." Nach ihm befindet sich die Grenze für: 1. *Coprinus lagopus* zwischen 0,09 % und 0,58 % O_2, 2. *Mucor mucedo* bei 0,00029 % O_2, 3. *Phycomyces nitens* zwischen 0,14 % und 0,20 % O_2.

Liborius[3]) hat die unteren Sauerstoffgrenzen für eine Anzahl Bakterien annähernd bestimmt. Bei der Kultivierung in hohen Gelatineschichten ließen sich die untersuchten Bakterien, je nach der Tiefe, bis zu welcher das Wachstum vorgedrungen war, in folgende Reihenfolge bringen. Am sauerstoffbedürftigsten erwies sich *Bac. aërophilus.* Ihm folgen 2. *Bac. fluor. liquef.*, 3. *Bac. cyanogenus,* 4. *Bac. aquat. fuscus,* 5. *Bac. fuscus,* 6. *Bac. subtilis.* 7. *Sarcina lutea,* 8. Rosa Hefe, 9. *Microc. tetragenus* und 10. *Bac. anthracis.* Bei Anwendung der Wasserstoffdurchleitungsmethode bleibt die Entwicklung der sämtlichen erwähnten Bakterien aus. Bei Anwendung der nicht so genauen, offenbar Spuren von Sauerstoff hinterlassenden Methode der Wasserstoffüberleitung entwickeln sich die ersten acht Arten zwar ebenfalls nicht, *Microc. tetragenus* und *Bac. anthracis* jedoch gedeihen, wenn auch mäßig. In der Wasserstoffatmosphäre befanden sich diese Kulturen 28 bis 30 Tage lang, entwickelten sich jedoch nach Abschluß des Versuches beim Stehenlassen unter normalen Bedingungen in der

1) Die betreffenden, auf höhere Pflanzen bezüglichen Angaben sind bei Wieler (Tübinger Untersuchungen, Bd. I, p. 189—232), Pfeffer (Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, p. 551, Bd. II, p. 131—133) und Dude (Flora, 1903, Bd. 92, p. 205—252) zu finden.

2) a. a. O.

3) a. a. O.

Regel schon nach 2—4 Tagen ganz normal. Nur mit *Bac. aquat. fuscus*, Rosa Hefe und *Microc. tetragenus* wurden negative Resultate erhalten.

Winogradsky[1]) teilt von den Beggiatoen mit, daß sie bei ungenügender Luftzufuhr absterben. „Die roten Schwefelbakterien bilden, diesem Forscher[2]) nach, einen sehr merkwürdigen Fall von Organismen, denen der Sauerstoff unentbehrlich ist, die sich aber trotzdem fast wie anaërobiotische Wesen verhalten, da sie nur äußerst geringe Sauerstoffspannungen gut ertragen können."

Chudjakow[3]) hat auf quantitativem Wege die Sauerstoffminima für das Wachstum einiger Mikroorganismen ermittelt. *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum* und *Mucor stolonifer* entwickelten sich noch bei 0,13 % Sauerstoff, jedoch sehr schwach und langsam. Für *Bac. subtilis* liegt die Grenze zwischen 0,13 % und 0,26 % Sauerstoff. *Clostridium viscosum* konnte auf Glyzerin-Pepton noch bei 0,13 % O_2 kümmerlich gedeihen.

Bei Besprechung seiner Versuche hat Chudjakow betont, daß die Obligataëroben sich noch bei jenen Sauerstoffspannungen zu entwickeln vermögen, welche die Obligatanaëroben schon vertragen.

Bei der Ausführung seiner Versuche suchte Chudjakow gleichzeitig festzustellen, ob und wie weit die Beschaffenheit der Nährböden das Wachstum der Mikroorganismen unter vermindertem Sauerstoffdruck beeinflussen kann. Er vermochte nur zu einem allgemeinen Schluß zu gelangen, daß nämlich die Entwicklung der Mikroorganismen bei Sauerstoffmangel in den besseren und zum Teil leicht oxydierbaren Nährlösungen erheblich besser vor sich geht[4]).

Dude[5]) untersuchte die Einwirkung des Sauerstoffentzuges auf Sporen und Vegetativzustände von *Aspergillus niger*. Was *Aspergillus*-Sporen anlangt, so wird je nach der Dauer des Sauerstoffentzuges, „die Auskeimung derselben verzögert, die Mycelbildung entweder anfänglich oder dauernd abgeschwächt, die Sporenbildung hinausgeschoben und die Produktion derselben eingeschränkt". Der schädliche Einfluß des Sauerstoffentzuges auf

1) Botan. Ztg. 1887, Bd. 45, p. 513—517.

2) Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Schwefelbakt. 1888, Heft I, p. 52.

3) a. a. O., p. 101—114.

4) Das oben gesagte (p. 10—11) bezieht sich ebenfalls auf diese Nährversuche Chudjakows.

5) a. a. O.

Vegetativzustände des *Aspergillus* gibt sich dadurch kund, daß „das unterbrochene Wachstum, falls das Mycel nicht abgestorben ist, nicht sogleich wieder aufgenommen wird, sondern, je nach der Länge des Sauerstoffentzuges, nach 1—2 ½ Stunden, daß ferner eben gekeimte Sporen empfindlicher als ältere Mycelien sind und daß die jüngsten Zellen zuerst absterben“.

Die Lebensdauer der Vegetativzustände bei Sauerstoffabwesenheit wird wesentlich durch die Beschaffenheit der Nährsubstrate beeinflußt. Dennoch fällt dabei der Sauerstoffreichtum des Nährmaterials nicht ins Gewicht.

Methodisches.

Das methodische Verfahren, welches im I. Teil der Arbeit eingehend beschrieben ist, wurde mutatis mutandis auch im II. Teil gehandhabt.

Die wichtigste Modifikation besteht in der Benutzung der gläsernen Apparate und ist darin begründet, daß in diesem Teil der Arbeit nur mit verminderten Sauerstoffspannungen, also ohne Gaskompression, gearbeitet wurde. Bei dem Anstellen einzelner Versuche wurde folgendermaßen verfahren:

Die eben geimpften Röhrchen wurden auf eine fein geschliffene Glasplatte gebracht und mit einer dickwandigen, tubulierten Glasglocke bedeckt. Der ebenfalls gut geschliffene Rand der Glocke wurde mit Pumpenfett bestrichen und fest an die Glasplatte angepreßt. Um völligen Luftabschluß zu sichern, habe ich den unteren Teil des auf diese Weise beschickten Apparates in der Regel unter Wasser getaucht. Die tubulierte Öffnung der Glocke wurde mit einem Gummistopfen verschlossen, der mit einem rechtwinklig gebogenen Glasrohr versehen war. Das Ende dieses Rohres wurde mittels Gummischläuchen und zwei T-Stücken mit Wasserstoffapparat, Quecksilbermanometer und Wasserluftpumpe verbunden. Die Abbildung und Beschreibung des nach dem Döbereinerschen Prinzip konstruierten Wasserstoffentwicklungsapparates ist bei Pfeffer[1]) zu finden. Der Wasserstoff, aus Zink und Schwefelsäure dargestellt, hatte, bevor er in den Apparat mit den Kulturen gelangte, zwei U-Röhren mit $KMnO_4$ und Alkali[2]) langsam zu passieren. Um die Luftdiffusion möglichst zu eliminieren, wurden die beiden

1) Tübinger Untersuch. 1885, Bd. I, p. 637.

2) Das heißt, die mit diesen Lösungen durchtränkten Bimsteinstücke wurden in U-Röhren gebracht.

U-Rohre unter Wasser gebracht, die Oberfläche der Schwefelsäure im Wasserstoffentwicklungsapparat aber mit einer ca. 1 cm hohen Schicht Paraffinöl bedeckt. Durch die Wasserluftpumpe wurde es ermöglicht, sowohl den Inhalt des Apparates mit den Kulturen, als auch den der beiden U-Rohre binnen kurzem auf 2—3 mm zu evakuieren. Nachdem der gewünschte Grad der Evakuation erreicht worden war, stellte ich mittels Quetschhahnes die Pumpe ab und setzte dann den Wasserstoffapparat[1]) vorsichtig in Gang. Das allmähliche Fallen der Quecksilbersäule des Manometers zeigte den Moment an, wann der Druck der Wasserstoffatmosphäre im Rezipient mit den Kulturen dem der Luft gleich war. Dann wurde der Wasserstoffapparat abgestellt. Dieses aus Evakuation und Wasserstoffeinfüllen bestehende Verfahren wurde in der Regel einige Male wiederholt. Dann wurde der Apparat mit den Kulturen mittels Schrauben-Quetschhahnes abgeschlossen und im Wärmezimmer bei 26—28° C. stehen gelassen. Es sei noch bemerkt, daß für hinreichende Feuchtigkeit des Rezipientenraumes stets gesorgt wurde. Nach dem Abschluß des Versuches analysierte ich, um sicher zu sein, daß der Apparat dicht gehalten hatte, das in diesem befindliche Gas. Selbstverständlich konnte ich niemals irgendwelche — wenigstens mit der Hempelschen Methode — nachweisbare Sauerstoffspuren konstatieren. Die Ergebnisse der Versuche sind in Tabellen niedergelegt. Die Anordnung derselben ist schon oben beschrieben.

Experimentelles.

A. Ermittlung der minimalen Sauerstoffspannungen.

Tabelle XXXVII.

Glasglocke faßt ca. 1100 ccm.
Einmal evakuiert bis auf 2 mm Luft, entsprechend 0,06 %.
In der Glocke befindet sich also 0,66 ccm O_2.
Versuchsdauer 138 Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle
Bac. subtilis	Schwach gewachsen.	Ziemlich schwach (?).
Rosa Hefe	Die Striche sind ca. ½ mm breit.	Die Striche sind 2—3 mm breit, rosa gefärbt.

1) Bei den in den Tabellen I, XXXIV und XXXV des I. Teiles mitgeteilten Versuchen wurde statt Wasserstoffs Sauerstoff angewendet.

Tabelle XXXVIII.

Die Glasglocke faßt 2000 ccm.

Einmal evakuiert bis auf 2 mm Luftdruck, entsprechend 0,06 % Sauerstoff.

In der Glocke befindet sich also 1,2 ccm O_2.

Versuchsdauer 159 ½ Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle	4. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen Nach 96 Stunden:
Bac. subtilis	Gänzl. Verflüssigung. Keine Kahmhäute.	Die ganze Gelatine ist verflüssigt. Kahmhäutchen.	—
Vibrio albensis	Die Striche sind zum Teil verflüssigt.	Gänzl. Verflüssigung.	Die Verflüssig. schreitet weiter vor.
Sarcina lutea	Die Striche sind ca. ½ mm breit.	Die Striche sind 2 bis 3 mm breit. Farbstoff und Spuren von Verflüssigung.	Wächst weiter fort. Farbstoffbildung.
Bac. fluorescens liquefac.	Die Striche sind ca. ½ — 1 ½ mm breit. Spuren von Verflüssigung.	Gänzl. Verflüssigung. Tiefer grüngelb. Farbstoff. Fluoreszenz.	Wie in der Kontrolle.
Bact. bruneum	Spuren (?) von Wachstum.	Die massiven Striche sind 2—3 mm breit. Farbstoff.	Gutes Wachstum. Farbstoffbildung.
Bac. cyanogenus	Die Striche sind ca. ⅓—½ mm breit. Kein Farbstoff.	Die Striche sind 1 bis 2 mm breit. Gelatine stark gebräunt.	Fast wie in der Kontrolle.

Tabelle XXXIX.

Die Glasglocke faßt 1100 ccm.

Einmal evakuiert bis auf 2 mm Luft, was 0,06 % Sauerstoff entspricht.

In der Glocke befindet sich also 0,66 ccm O_2.

Versuchsdauer 141 ½ Stunden.

1. Pilzart	2. Versuch	3. Kontrolle	4. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl 2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
Aspergillus niger	Kein Wachstum.	Kräftig. Sporen.	Nach 120 Stunden: Wie in der Kontrolle.
Penicillium glaucum	desgl.	desgl.	desgl.
Mucor stolonifer	desgl.	desgl.	desgl.

Tabelle XL.

Glasglocke faßt 2000 ccm.
Einmal evakuiert bis auf 22 mm Luft, entsprechend 0,66 % O_2.
In der Glocke befindet sich somit 13,2 ccm O_2.
Versuchsdauer 186 ¼ Stunden.

1. Pilzart	2. Versuch	3. Kontrolle	4. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl.2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
Aspergillus niger	Kümmerliches Wachstum. Sporen fehlen.	Kräftig. Sporen.	Nach 120 Stunden: Wie in der Kontrolle.
Penicillium glaucum	Das Wachstum schwach und nur stellenweise.	desgl.	desgl.
Mucor stolonifer	Gutes Wachstum. Keine Sporenbildung.	Kräftiges Wachstum. Sporen.	desgl.
Phycomyces nitens	In einem Röhrchen Spuren von Wachstum.	Kräftig. Sporenbildung.	desgl.

Tabelle XLI.

Die Glasglocke faßt 1100 ccm.
Zweimal evakuiert bis auf 2 mm, was 0,00016 % Sauerstoff entspricht.
In der Glocke befindet sich somit 0,00176 ccm O_2.
Versuchsdauer 190 Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle	4. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen Nach 48 Stunden:
Bac. subtilis	Die Striche sind etwas verflüssigt.	Gänzl. Verflüssigung. Kahmhäutchen.	Wie in der Kontrolle.
Bac. cyanogenus	Kein Wachstum.	Die Striche sind solid und 1 mm breit. Farbstoff.	Die Striche sind 3/4 bis 1 mm breit. Spuren von Farbstoff.
Vibrio albensis	Äußerst schwach. Die Striche sind fast durchsichtig und nur etwas vertieft.	Mäßiges Wachstum. In einem Röhrchen fast gänzl. Verflüssigung, in dem anderen sind nur die Striche verflüssigt.	Fast keine Fortschritte.
Bac. fluoresc. liquefac.	Spuren (?) von Wachstum.	Gänzl. Verflüssigung. Farbstoff.	Wie in der Kontrolle.
Rosa Hefe	Kein Wachstum.	Die mächtigen Striche sind ca. 3—4 mm breit. Rosa.	Die rosa gefärbten Striche sind schon 1 bis 1 1/2 mm breit.
Bact. bruneum	desgl.	Die massiven Striche sind 3—4 mm breit. Farbstoff.	Die schwach gefärbten Striche sind 1 mm breit.
Sarcina lutea	desgl.	Die massiven orangengelben Striche sind ca. 1 1/2—3 mm breit.	Die schwach gelblichen Striche sind dünn und ca. 1/2—2 mm breit.

Auf Grund der angegebenen Tabellen lassen sich für die untersuchten Obligataëroben folgende Sauerstoffminima feststellen.

Tabelle XLII.

Mikroorganismenart	Die minimale Sauerstoffspannung liegt zwischen den angegebenen Zahlen in Vol. % O_2
1. *Bac. subtilis*	0—0,00016
2. *Vibrio albensis*	0—0,00016
3. *Bac. fluoresc. liquefac.*	bei ca. 0,00016
4. *Sarcina lutea*	0,00016—0,06
5. *Bac. cyanogenus*	0,00016—0,06
6. Rosa Hefe	0,00016—0,06
7. *Bact. bruneum*	bei ca. 0,06
8. *Mucor stolonifer*	0,06—0,66
9. *Aspergillus niger*	0,06—0,66
10. *Penicillium glaucum*	0,06—0,66
11. *Phycomyces nitens*	bei ca. 0,66

Aus den Tabellen XXXVII—XLI ist deutlich zu ersehen, daß die in den Glocken befindlichen Sauerstoffmengen sehr gering waren, und daß die Versuche ziemlich lange dauerten. Setzt man voraus, daß die Entwicklung unter diesen Umständen noch stattfindet, so wird die ursprüngliche Sauerstoffmenge und Sauerstoffspannung durch Oxydationsprozesse der Mikroorganismen bedeutend herabgesetzt[1]). Demzufolge liegen die in der Tabelle XLII angegebenen Werte, bei welchen Wachstumsspuren noch konstatiert wurden, tatsächlich tiefer.

Solche Verschiebungen der gefundenen Werte nach unten sind auch aus anderem Grunde berechtigt.

Wie gesagt, wurden die Versuche ziemlich lange fortgesetzt. Trotzdem ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß die ausgebliebene Entwicklung bei noch längerer Versuchsdauer stattgefunden hätte. Um mir darüber ein Urteil zu bilden, von welcher Bedeutung die Versuchsdauer sei, habe ich einen Versuch angestellt und ihn ca. 4 Wochen fortgesetzt. Die Ergebnisse dieses Versuches sind in der Tabelle XLIII wiedergegeben.

Tabelle XLIII.

Glasglocke faßt 1100 ccm.

Dreimal evakuiert bis auf 2 mm, was 0,00000042 % Sauerstoff entspricht.

In der Glocke befindet sich also 0,00000462 ccm O_2.

Versuchsdauer 696 Stunden.

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle	4. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
Bact. bruneum	Kein Wachstum.	Die ganze Oberfläche der Gelatine ist mit orangengelber Masse bedeckt.	Nach 24 Stunden: Spuren von Wachstum. 48 Stunden: d. Striche sind 1—1 ½ mm breit und schwach gefärbt. 144 Stunden: die Striche sind 3 mm breit. Reichlich Farbstoff.

1) Diese Fehlerquelle läßt sich durch Anwendung solcher Apparate eliminieren, welche es gestatten, die einmal hergestellte Sauerstoffspannung auf der konstanten Höhe zu erhalten. Vgl. zB. Schaible (a. a. O.) und Clark (Bot. Ber. 1888, Bd. VI, p. 273—280).

(Fortsetzung der Tabelle.)

1. Bakterienart	2. Versuch	3. Kontrolle	1. Beim Stehenlassen der Versuchskulturen (vgl. 2) nach d. Abschluß des Versuchs unter normalen Bedingungen
Bac. pyocyaneus	In einem Röhrchen die halbe, in dem andern die ganze Gelatine verflüssigt. Farbstoff fehlt.	Gänzl. Verflüssigung. Farbstoff.	Nach 144 Stunden: in dem ersten Röhrchen keine Veränderungen; in dem zweiten die obere Hälfte der Gelatine gefärbt.
Bac. fluorescens liquefac.	Gänzl. Verflüssigung. Kein Farbstoff.	Gänzl. Verflüssigung. Schwarzgrüner Farbstoff.	Nach 48 Stunden: ca. die Hälfte der Gelatine ist von oben ab gefärbt. 144 Stunden: Tiefgrüner Farbstoff überall.
Schwefelbakt. Nathansohn	Mäßiges Wachstum.	Gutes Wachstum.	Nach 168 Stunden: Keine merklich. Fortschritte.

Aus dem Verhalten des *Bac. fluoresc. liquefac.* geht hervor, daß eine genügend lang fortgesetzte Versuchsdauer von wesentlicher Bedeutung ist. In der Tabelle XLII ist das Sauerstoffminimum für *Bac. fluor. liquef.* bei ca. 0,00016 % Sauerstoff angegeben. Der Tabelle XLIII zufolge muß es aber bis zu 0,00000042 % Sauerstoff nach unten verschoben werden. Die Frage, ob eine solche Herabsetzung der unteren Grenze des Wachsens durch individuelle Unterschiede der ausgesäten Bazillen oder durch ihre Akkommodation zu erklären ist, läßt sich nicht ohne weiteres beantworten. Berücksichtigt man die angedeuteten Fehler, welche aus der allmählichen Erniedrigung der ursprünglichen Sauerstoffspannung und aus der kurzen Versuchsdauer entstanden sind, so darf man die in der Tabelle XLII angebrachten Werte nur als annähernde Größen betrachten. Immerhin lassen sich aus dieser Tabelle mit gewisser Sicherheit folgende Schlüsse ziehen:

1. Jeder aërobe Mikroorganismus besitzt sein spezifisches Sauerstoffminimum.

2. Die Sauerstoffminima der Schimmelpilze liegen höher als die der Bakterien.

3. Die unteren Grenzen der meisten Obligataëroben liegen sehr tief und können sicherlich, wie Chudjakow es ganz richtig hervorgehoben hat, schon die Entwicklung der Obligatanaëroben zulassen.

Hier scheint es mir geboten, die maximalen und minimalen Sauerstoffspannungen in einer Tabelle zusammenzustellen.

Tabelle XLIV.

Mikroorganismen	Sauerstoffmaximum in Atmosphären	Sauerstoffminimum in Vol.-%
1. *Bac.* β	1,26—2,22	0
2. **Rosa Hefe**	1,68—1,94	0,00016—0,06
3. ***Bac. cyanogenus***	1,68—1,94	0,00016—0,06
4. *Bact. bruneum*	1,68—1,94	0,06
5. *Phycomyces nitens*	1,68—1,94	0,66
6. *Bac. fluoresc. liquefac.*	1,94—2,51	0,00016
7. *Aspergillus niger*	1,94—2,51	0,06—0,66
8. ***Sarcina lutea***	2,51—3,18	0,00016—0,06
9. *Vibrio albensis*	2,51—3,18	0—0,00016
10. *Penicillium glaucum*	3,22—3,63	0,06—0,66
11. *Mucor stolonifer*	3,22—3,63	0,06—0,66
12. ***Bac. subtilis***	3,18—3,88	0—0,00016
13. ***Proteus vulgaris***	3,63—4,35	0
14. ***Bac.*** α	3,88—4,35	0
15. ***Bac.*** δ	3,88—4,35	0
16. ***Bact. coli commune***	4,09—4,84	0
17. ***Bac. prodigiosus***	5,45—6,32	0
18. ***Bac. intracis***	6,79—9,38	0
19. ***Micr. laevolans***	9,38— ?	0
20. ***Bac.*** γ	9,38— ?	0
21. ***Bac.*** ε	9,38— ?	0

Auf Grund der in dieser Tabelle zusammengestellten Tatsachen wollen wir an die Frage nach den Beziehungen zwischen oberer und unterer Sauerstoffgrenze herantreten. In dem historischen Teil erwähnten wir bereits, daß Chudjakow annahm, einer niedrigen unteren müsse auch eine niedrige obere Grenze entsprechen, die Obligataëroben würden also ein höheres Maximum aufweisen als die Fakultativanaëroben, bei denen die untere Grenze auf Null herabreicht.

Ein Blick auf die Tabelle lehrt, daß diese Annahme nicht richtig ist. Unter den untersuchten Formen besitzen gerade fakultativ anaërobe Formen die höchsten Maxima, während die aëroben Organismen durchweg relativ niedrige Grenzen aufweisen. Es bestehen also zwischen den Kardinalpunkten keine Beziehungen in Chudjakows Sinne; im Gegenteil, die Spannweite der einzelnen Organismen, der Abstand zwischen oberer und unterer Grenze, ist

ebenso gut wie deren absolute Höhe eine spezifische Eigenschaft. Besonders große Spannweiten besitzen zB. die fakultativ anaëroben Formen 18—21, während alle untersuchten aëroben sich durch relativ enge Grenzen auszeichnen. Daraus darf man freilich nicht schließen, daß allgemein die fakultativ anaëroben Formen höhere Maxima besitzen als die aëroben: schon Bazillus β macht eine Ausnahme, indem er schon bei ca. 2 Atm. O am Wachstum verhindert wird. Noch klarer geht dies aus der Betrachtung der sog. obligat anaëroben Formen hervor, die ja im Grunde nichts anderes sind als fakultativ anaërobe Formen mit besonders niedrigem O-Maximum, also äußerst geringer Spannweite in bezug auf den das Wachstum gestattenden Sauerstoffpartiärdruck. Anderseits wird es sicherlich auch obligat aërobe Formen geben, deren obere Sauerstoffgrenze bei beträchtlicher Höhe liegt, wenngleich es auffallen muß, daß die untersuchten sehr verschiedenartigen Formen in bezug auf die relativ niedrige Lage des Maximums sich recht übereinstimmend verhalten.

B. Wirkungsweise der verminderten Sauerstoffspannungen.

Aus den Tabellen XXXVII—XLI und XLIII ist leicht ersichtlich, daß die Entwicklung der Mikroorganismen durch eine genügend stark verminderte Sauerstoffspannung bedeutend abgeschwächt wird. Dabei läßt sich eine interessante und für das Verständnis der Verkettung der Partialfunktionen sehr wichtige Tatsache konstatieren.

Die Partialfunktionen des Organismus verhalten sich nämlich gegen verminderte Sauerstoffspannung sehr ungleich. Zuerst erlischt die Fähigkeit der Farbstoffbildung bei den Bakterien und die der Sporenbildung bei den Schimmelpilzen. Die Wachstumsfähigkeit dagegen läßt sich bei einem bedeutend tiefer liegenden Sauerstoffdruck sistieren. Noch tiefer liegt die Grenze für die Lebensfähigkeit des Organismus. Auf diese Weise hat jede Funktion des Organismus ihre untere Sauerstoffgrenze, wobei für jede Funktion die Aktion und die Potenz zu unterscheiden ist. Die erstere, wie gesagt, kann relativ leicht sistiert werden. Die letztere dagegen ist ungleich resistenter. Wenigstens vermochte ich, wie es aus den obigen Tabellen zu ersehen ist, niemals, gänzlich abgesehen von der Abtötung, eine dauernde Erlöschung partialer Funktionen beim Stehenlassen der Kulturen nach dem Abschluß des Versuches unter

normalen Bedingungen zu konstatieren. Höchstens machte sich eine gewisse Verspätung in dem Auftreten einzelner Funktionen bemerkbar. Demzufolge muß man die subminimalen Sauerstoffspannungen noch längere Zeit einwirken lassen, um die untersuchten Mikroorganismen dauernd zu beschädigen resp. abzutöten.

Alles hier mitgeteilte über das Verhalten einzelner Funktionen der Mikroorganismen gegen verminderte Sauerstoffspannung wurde von mir auch in bezug auf gesteigerten Sauerstoffdruck nachgewiesen.

Zum Schluß möchte ich noch über einige vorläufige Versuche berichten, bei denen ich bestrebt war, folgende Fragen zu beantworten:

Wie weit muß der Sauerstoffgehalt der umgebenden Luft sinken, um das Wachstum von *Phycomyces nitens* 1. zu verlangsamen und 2. zum Stillstande zu bringen?

Phycomyces nitens wurde auf Brotstückchen, welche mit 3proz. Traubenzuckerlösung durchtränkt waren, kultiviert. Nachdem die Sporangien sich gebildet hatten, wurde der Pilz in einen auf oben beschriebene Weise beschickten Apparat (Glasplatte und Glasglocke) gebracht. Die Glasglocke faßte 630 ccm. Die Herabsetzung der Sauerstoffspannung geschah durch Evakuieren, jedoch ohne nachfolgendes Einfüllen von Wasserstoff. Für eine hinreichende Feuchtigkeit innerhalb des Rezipienten wurde immer gesorgt. Die Messung des Zuwachses wurde mittels des horizontalen Mikroskops ausgeführt. Ein Skalateil des Okulars entspricht 0,02 mm. Die Zuwüchse sind in Skalateilen angegeben. Die Versuche wurden bei ca. 20° C. angestellt.

Tabelle XLV.

Viertelstündliche Ablesungen.

Gasmedium	Zuwachs in Skalenteilen
Luft	25, 28, 30.
1,4 % O_2	45, 5, 4, 3, 0, 0, 0, 0.

In dieser Verdünnung wurde der Pilz 20 Stunden lang stehen gelassen. Nach Zutritt von Luft findet kein Wachstum statt, wird aber nach ca. 24 Stunden wieder aufgenommen.

Tabelle XLVI.

Viertelstündliche Ablesungen.

Gasmedium	Zuwachs in Skalenteilen
Luft	5, 8, 9, 10, 17.
17,2 % O_2	17, 16, 17, 33, 36.
13,9 % O_2	37, 41.
10,9 % O_2	42, 33, 40.
7 % O_2	42.
3,3 % O_2	27, 27, 24.

Tabelle XLVII.

Viertelstündliche Ablesungen.

Gasmedium	Zuwachs in Skalenteilen
Luft	9 1/2, 12, 14.
9,3 % O_2	18, 19.
6,4 % O_2	20, 22.
4,6 % O_2	20, 17, 20, 22, 21, 22, 21, 21.
2,8 % O_2	8, 7 1/2, 8, 11 1/2, 10.
2 % O_2	6, 10 1/2, 10 1/2.
0,7 % O_2	5, 1/2, 1/2, 0, 0.

Nach Zutun von Luft findet kein Wachstum statt. Am folgenden Tage wurde Wachstum konstatiert.

Aus diesen Versuchen ergab sich, daß das Wachstum der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* bei 3,3 %—4,6 % O_2 verlangsamt, bei 1,4 % bis 2 % O_2 dagegen sistiert wird.

Die vorliegende Arbeit wurde im Winter 1903/1904 und im Sommer 1904 im Leipziger Botanischen Institut ausgeführt. Dem Direktor desselben, Herrn Geheimrat Prof. Dr. W. Pfeffer, bin ich für das wohlwollende Entgegenkommen und die wertvollen Ratschläge zum größten Dank verpflichtet.

Leipzig, im Juli 1904.

Über die Reizbewegungen der Marchantia-Spermatozoiden.

Von

Bengt Lidforss.

I. Einleitung.

Nachdem das Gebiet der chemotaktischen Reizerscheinungen durch die bahnbrechenden Arbeiten Pfeffers[1]) der Forschung eröffnet wurde, haben schon mehrere Autoren ihre Aufmerksamkeit diesem Felde der Reizphysiologie gewidmet und unser Wissen von den chemotaktischen Bewegungen in verschiedenen Punkten bereichert. Ich erinnere nur an die Untersuchungen von Stange[2]), durch welche die spezifischen Reizmittel der Myxamöben und *Saprolegnia*-Zoosporen näher präzisiert wurden, ferner an die Mitteilung Miyoshis[3]) über die Chemotaxis der Schwefelbakterien und ganz besonders an die hochinteressanten und in theoretischer Hinsicht vielfach aufklärenden Untersuchungen Rotherts[4]), in denen u. a. die Sonderstellung der schon von Massart[5]) entdeckten Osmotaxis gegenüber der Chemotaxis näher begründet und präzisiert wird. Auch auf dem zoologischen Gebiete sind im letzten Jahrzehnt über Chemotaxis wichtige Beobachtungen gemacht worden,

---

1) Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize (Unters. aus dem botan. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1884), und Ders., Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen (ebenda, Bd. II, 1888).

2) Stange, Über chemotaktische Reizbewegungen (Botan. Ztg. 1890).

3) Miyoshi, Studien über die Schwefelrasenbildung und die Schwefelbakterien der Thermen von Yumoto bei Nikko (Journal of the College of Science, Tokyo, Vol. X, p. II, 1897).

4) Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen (Flora, Bd. 88, 1901), und Ders., Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIX, Heft 1).

5) Massart, Sensibilité et adaption des organismes à la concentration des solutions salines (Archives de Biologie, IX, 1889), und Ders., La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins (Bull. Acad. Belg., XXII, 1891).

von denen aber die meisten sich auf Infusorien und ähnliche Organismen beziehen. Bestimmte Angaben über Chemotaxis bei tierischen Spermatozoen finden sich meines Wissens nur bei O. Löw[1]), der vor kurzem eine chemotropische Empfindlichkeit verschiedener Säugetierspermatozoen gegenüber schwach alkalischen Flüssigkeiten konstatiert haben will.

Was aber die freibeweglichen Sexualzellen der Pflanzen betrifft, so wissen wir von ihren spezifischen Reizmitteln gegenwärtig eigentlich nicht mehr, als was schon vor 20 Jahren die Pfefferschen Untersuchungen ans Licht gebracht haben. Für die Pollenschläuche, deren chemotropische Reizbarkeit zuerst von Molisch[2]) sichergestellt wurde, haben allerdings Miyoshi[3]) und ich[4]) nachgewiesen, daß sie entweder von Kohlehydraten oder von Eiweißstoffen chemotropisch beeinflußt werden; für die Samenfäden von *Marsilia*, Lebermoosen und *Chara*, deren chemotaktische Empfindlichkeit schon von Pfeffer konstatiert wurde, ist aber das wirksame Agens noch nicht erkannt worden, obwohl von Pfeffer eine beträchtliche Anzahl Verbindungen in dieser Hinsicht geprüft wurde.

Die Tatsache, daß gewisse Pollenschläuche von Proteïnstoffen chemotropisch gereizt werden, erweckte in mir den Verdacht, daß vielleicht auch die Samenfäden einiger der soeben erwähnten Pflanzen durch Eiweißstoffe zu chemotaktischen Bewegungen veranlaßt werden könnten. Diese Vermutung hat sich bis jetzt wenigstens in einem Falle, und zwar für *Marchantia polymorpha*, bestätigt: die Spermatozoiden dieser Pflanze werden von verschiedenen Proteïnstoffen sehr energisch angelockt. Die Samenfäden von *Marsilia* und *Chara* konnte ich bis jetzt nicht untersuchen, doch halte ich es aus gewissen Gründen nicht für unwahrscheinlich, daß auch in diesen Fällen Eiweißstoffe als spezifische Reizmittel wirksam sind.

---

1) O. Löw, Die Chemotaxis der Spermatozoen im weiblichen Genitaltrakt (Sitzber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. CXI, Abt. III).

2) Molisch, Zur Physiologie des Pollens (Sitzber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. CII, Abt. I).

3) Miyoshi, Über Chemotropismus der Pilze (Botan. Ztg. 1894, p. 24—26); Ders., Über Reizbewegungen der Pollenschläuche (Flora, Bd. 78, 1894).

4) Lidforss, Über Chemotropismus der Pollenschläuche. Vorläufige Mitteilung (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVII, Heft 7). — Eine in schwedischer Sprache abgefaßte Darstellung der bis 1901 gewonnenen Resultate gab ich in Lunds Univ. Årsskrift, Bd. 37, Afdeln. 2, Nr. 4, p. 1—29; die ausführliche Arbeit wird binnen Jahresfrist in deutscher Sprache publiziert werden.

Nach dieser vorläufigen Orientierung sollen nun meine Erfahrungen über die taktischen Reizbewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden in Kürze mitgeteilt werden.

II. Methodik und Fehlerquellen.

Für den Nachweis der Chemotaxis wurde die von Pfeffer eingeführte Methode angewendet, indem einseitig zugeschmolzene Kapillaren mit einem lichten Durchmesser von 0,05—0,15 mm auf eine Strecke von 2—8 mm mit der zu prüfenden Flüssigkeit injiziert wurden. In Anbetracht der leichten Koagulierbarkeit der Eiweißlösungen wurde dies immer durch Evakuieren (nicht durch Erwärmung in der Lösung) bewerkstelligt. Die Versuche wurden größtenteils mit hiesigem Leitungswasser ausgeführt, das sich für die Spermatozoiden ebenso unschädlich als Regenwasser erwies. Die Beobachtung geschah bei mäßiger Vergrößerung, aber meistens bei Auerlicht; da die Samenfäden gegen das Leuchtgas resp. seine Verbrennungsprodukte ziemlich empfindlich sind, so wurde durch Offenhalten einiger Fenster im Laboratorium für nötige Ventilation gesorgt.

Die Entscheidung, ob ein bestimmter Stoff auf die Samenfäden von *Marchantia* eine anziehende Einwirkung ausübt, ist nicht immer leicht. Es hängt dies, wie Pfeffer hervorgehoben[1]), damit zusammen, daß diese Samenfäden in dem Streben nach gleichartiger Verteilung auch in eine mit Wasser gefüllte Kapillare eindringen, und demgemäß findet man im vorderen Teile einer solchen Kapillare oft ebenso zahlreiche Samenfäden als in dem umgebenden Wasser. Enthält nun die Kapillarflüssigkeit einen Stoff, der das Bewegungsvermögen der Spermatozoiden, sei es mechanisch oder durch Giftwirkung, herabsetzt resp. lähmt, so kommt notwendigerweise eine Ansammlung der Samenfäden in der Kapillare zustande, die aber mit chemotaktischen Einwirkungen garnichts zu tun hat.

Übrigens ist bei chemotaktischen Versuchen mit Samenfäden von *Marchantia* immer eine recht große Sorgfalt geboten. Teils können die Samenfäden durch Wasserströmungen im Versuchstropfen ungleich verteilt werden, teils kann es vorkommen, daß auch bei anscheinend gleichmäßiger Verteilung der Samenfäden Ballen noch unentleerter Mutterzellen zusammenliegen, die weiterhin

1) Lokomotor. Richtungsbeweg., p. 435.

allmählich Samenfäden entlassen und in dieser Weise einer benachbarten Kapillarmündung eine größere Zahl von Samenfäden zusenden können. Auf diese und ähnliche Fehlerquellen hat schon Pfeffer aufmerksam gemacht[1]).

Indessen gibt es noch einen anderen Umstand, der zuweilen den Anschein einer chemotaktischen Ansammlung hervorrufen kann. Es ist dies die bis jetzt übersehene Tatsache, daß die Samenfäden von *Marchantia* eine allerdings nicht allzu starke, aber doch unter gewissen Umständen sehr deutlich hervortretende aërotaktische Reizbarkeit besitzen. Nähere Angaben über diesen Punkt sollen im folgenden mitgeteilt werden, in diesem Zusammenhange will ich nur hervorheben, daß man in mit Deckglas bedeckten Tropfen bei Anwendung sehr kurzer Flüssigkeitssäulen (0,3—1 mm Länge) regelmäßig überaus reichliche Ansammlungen von Samenfäden innerhalb der Kapillare erhält, und zwar auch in dem Falle, daß Kapillarflüssigkeit und Außenmedium aus identischen Stoffgemischen bestehen. Unter solchen Umständen kann das Einschwärmen der Samenfäden in die Kapillare nur durch Differenzen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Mediums und dem der Kapillarflüssigkeit hervorgerufen werden; es ist aber klar, daß eine solche aërotaktische Anlockung leicht genug eine Chemotaxis im engeren Sinne vortäuschen kann, und zwar um so eher, als die Empfindlichkeit der Samenfäden gegen Sauerstoff meistens nicht genügend stark ist, um eine Ansammlung um Luftblasen usw. zu erzeugen.

Unter Umständen ist es aber auch vorgekommen, daß ich eine geringe, aber immerhin deutliche Ansammlung[2]) in der Kapillare erhielt, wenn die Flüssigkeitssäule mehrere Millimeter lang war und wie die Außenflüssigkeit nur aus Leitungs- resp. Regenwasser bestand. Dies geschah aber meistens nur dann, wenn die Kapillaren ziemlich eng waren (unter 0,05 mm). In diesem Falle beruhte die Ansammlung wahrscheinlich darauf, daß die in die enge Kapillare zufälligerweise eingedrungenen Samenfäden durch Sauerstoffmangel in ihren Bewegungen etwas gehemmt wurden, womit die Bedingungen einer Ansammlung sofort gegeben waren.

In Anbetracht all dieser Verhältnisse wurden nun in den auf Chemotaxis im engeren Sinne gerichteten Versuchen folgende Vorsichtsmaßregeln eingehalten:

1) Lokomotor. Richtungsbewegungen usw., p. 435—437.

2) Von jedem geprüften Stoffe gelangten meistens verschiedene Konzentrationen zur Verwendung.

1. Die Samenfäden befanden sich in der Außenflüssigkeit in annähernd gleichmäßiger Verteilung und in nicht allzu großer Zahl.

2. Die Flüssigkeitssäule in der Kapillare erreichte immer eine Länge von mindestens 2 mm.

3. Eine auf Chemotaxis beruhende Ansammlung wurde nur dann für erwiesen gehalten, wenn die in die Kapillare eingedrungenen Samenfäden sich in lebhaft schwärmender Bewegung befanden.

4. Als Kriterium dafür, ob ein Stoff überhaupt imstande sei, eine chemotropische Reizwirkung auszuüben, wurde immer das Eintreten resp. das Ausbleiben einer Ansammlung vor der Kapillarmündung verwertet[1]).

III. Spezielle Beobachtungen.

Die benutzten Präparate.

Zur Verwendung gelangten folgende Proteïnstoffe, die ich teils der Liebenswürdigkeit des Prof. Hammarsten (Upsala) verdanke, teils von den deutschen Firmen Merck und Grübler bezogen habe.

1. Eigentliche Eiweißkörper.

Albumine . . .	Albumin aus Eiweiß (Grübler), „ „ Blut (Merck), Hühnereiweiß (roh).
Globuline . . .	Globulin aus Pferdeblut (Hammarsten), Kristallin (Merck).
Nukleoalbumine	Kaseïn (Hammarsten, Merck), Vitellin aus Eigelb nach Hoppe-Seyler (Merck), Legumin (Hammarsten, Merck), Glutenkaseïn (Hammarsten).
	Alkalialbuminat (Hammarsten), Proteïnsubstanz aus Pflanzen (Merck).

2. Proteïde.

Hämoglobin (Merck),
Submaxillarismucin (Hammarsten),
Mucinalkali (Hammarsten),
Helicoproteïd (Hammarsten),
Nukleïn (Merck).

1) Siehe Anmerkung 2 auf p. 68.

3. Fermente.

Diastase aus Malz (Merck, Grübler),
Ptyalin (Merck),
Takadiastase (Grübler).

Die Einwirkung der verschiedenen Reizstoffe.

Diastase. Von dem trockenen Präparate wurde eine abgewogene Menge in ein bestimmtes Quantum Leitungswasser, seltener Regenwasser gebracht, in der Wärme digeriert und das ganze schließlich auf einige Minuten zum Sieden gebracht[1]); die ungelösten Reste wurden dann abfiltriert, und die klare Flüssigkeit unter der Luftpumpe den Kapillaren injiziert. Die Prozentangaben beziehen sich auf die in 100 ccm Wasser gebrachte Quantität der Trockensubstanz (in g), sind also eigentlich etwas zu hoch, was jedoch in diesem Zusammenhange ohne Belang ist.

0,1 % Diastase: Fast augenblicklich eine sehr starke Ansammlung von Spermatozoiden vor der Kapillare; nach 1 Minute lebhaftes Eindringen; nach weiteren 3 Minuten die ganze Flüssigkeitssäule (3 mm) von äußerst lebhaft schwärmenden Spermatozoen erfüllt, während das Gesichtsfeld außerhalb der Kapillare fast spermatozoïdfrei geworden ist.

0,5 % Diastase: Sehr starke, momentan eintretende Ansammlung vor der Kapillare; nach einigen Minuten allmähliches Eindringen.

1 % Diastase: Sehr starke Ansammlung vor der Kapillare, aber nur sporadisches Eindringen. Nicht selten machte sich bei dieser Konzentration eine gewisse Repulsion geltend, sodaß das Gebiet unmittelbar vor der Kapillarmündung sich anfangs relativ arm an Spermatozoiden erwies; allmählich stellte sich doch eine deutliche positive Anlockung ein.

5 % Diastase: Starke Repulsion; vor der Kapillarmündung kommt gar keine Ansammlung zustande; einzelne Spermatozoiden dringen allerdings in die Röhre hinein, doch bleibt die Kapillare noch geraume Zeit — 5—10 Minuten — relativ arm an Spermatozoen gegenüber der Außenflüssigkeit. Oft läßt sich sehr deutlich sehen, wie die Samenfäden vor der Mündung zurückprallen, ein-

1) Das chemotaktische Reizvermögen der Diastasepräparate wird durch Kochen nicht zerstört, anscheinend gar nicht vermindert.

zelne gelangen immerhin hinein, und da die Eindringlinge in kurzer Zeit absterben, kommt in dieser Weise allmählich eine Ansammlung von toten Samenfäden zustande, die aber mit Chemotaxis nichts zu tun hat.

0,05 % Diastase: Sehr rasche und energische Ansammlung vor der Kapillarmündung und schnelles Eindringen; überaus schöne, positive Chemotaxis.

0,01 % Diastase: Ganz wie 0,05 %.

0,001 % Diastase: Sehr schöne und rasche Ansammlung in der Kapillare; Chemotaxis über allem Zweifel erhaben.

0,0005 % Diastase: Deutliches Eindringen und ziemlich rasche Ansammlung in der Kapillare.

Mit Lösungen, die weniger als 0,0005 % Diastase enthielten, wurden keine sicheren Resultate erhalten.

Albumin aus Eiweiß. Das Präparat wurde in Leitungswasser gelöst, und die unlöslichen (recht spärlichen) Flocken abfiltriert.

5 % Albumin: Momentane überaus starke Ansammlung vor der Kapillare, aber kein Eindringen. Nach einiger Zeit, etwa 10—15 Minuten bildet sich in der Mündung ein Pfropfen von toten Spermatozoiden, während unmittelbar vor der Mündung noch eine Wolke von lebhaft schwärmenden Spermatozoiden vorhanden ist.

1 % Albumin: Deutliche Ansammlung vor der Kapillare, aber gerade in der Kapillarmündung eine überaus starke Anhäufung von lebhaft schwärmenden Spermatozoiden; ein tieferes Eindringen kommt aber nicht zustande, weil die eingedrungenen Samenfäden bald absterben, sodaß ein Stück hinter der Mündung ein Pfropfen toter Spermatozoen entsteht.

0,5 % Albumin: Sehr starke Ansammlung innerhalb der Kapillare; das Präparat scheint aber auch bei dieser Konzentration etwas schädlich zu wirken, denn obwohl die Samenfäden sehr reichlich in die Kapillare hineinschwärmen, so sterben doch sehr viele nach kurzer Zeit.

0,05 % Albumin: Rasche und reichliche Ansammlung vor der Mündung und lebhaftes Eindringen, sodaß eine 6 mm lange Flüssigkeitssäule schon nach 3—4 Minuten mit zahlreichen Spermatozoen beschickt ist.

0,005 %, 0,001 % und 0,0005 % bewirkten noch sehr deutliche positive Chemotaxis.

Albumin aus Blut: In Leitungswasser ungefähr dieselbe chemotaktische Einwirkung wie Albumin aus Eiweiß, jedoch etwas schwächer.

Hühnereiweiß (roh): Sehr reichliche Ansammlung vor der Kapillare; kein Eindringen.

Kristallin. Da die Globuline in reinem Wasser unlöslich sind, so wurde in diesem Falle als Lösungsmittel eine 0,8 % Chlornatriumlösung verwendet[1]). Die Lösung wurde in der Kälte gesättigt und vom ungelösten Rückstande abfiltriert. — Sehr schöne Ansammlung vor der Kapillarmündung und rasches Eindringen. — Wurden kleine Körnchen des trockenen Pulvers in einen spermatozohaltigen Tropfen gebracht, so trat bald eine lokale Ansammlung ein, sodaß die Spermatozoen wie ein dunkler wolkiger Saum das Korn umgaben. Durch das heftige Anprallen der Spermatozoen an die feste Kristallinsubstanz wurden oft kleine Stücke losgerissen, die dann von den Spermatozoen in schaukelnde oder sogar rotierende Bewegung gesetzt wurden.

Globulin aus Pferdeblut wirkte als Chemotropicum ebenso wie Kristallin, vielleicht etwas schwächer.

Kaseïn. Die Nukleoalbumine sind bekanntlich als solche in Wasser wenig löslich und wurden deshalb als Salze in 0,02 % Sodalösung[2]) geprüft. — Momentane Ansammlung vor der Kapillare, rasches Eindringen. Chemotaxis etwas stärker als mit Globulin.

Glutenkaseïn in 0,02 % Sodalösung. Deutliche Ansammlung in der Kapillare.

Vitellin in 0,02 % Sodalösung. Sehr kräftiges Chemotropicum: vor der Kapillarmündung momentane sehr reichliche Ansammlung, rasches Eindringen. In einigen Fällen befanden sich in der Kapillare kleine Stücke von ungelöstem Vitellin und um diese herum entstand dann ein sehr lebhafter Ringeltanz der Spermato-

---

1) In diesem Falle enthielt die Außenflüssigkeit auch die gleiche Menge NaCl. In bezug auf die Einwirkung von Chlornatrium auf die Spermatozoiden stellte sich folgendes heraus. 0,5 % NaCl: Die Spermatozoidmutterzellen quellen aus den Antheridien hervor und isolieren sich, platzen aber nicht, sodaß ein Ausschwärmen nicht zustande kommt; nachträglicher Zusatz von reinem Wasser bewirkt nur sporadisches Ausschwärmen. 0,4 % NaCl: Die Spermatozoiden schlüpfen teilweise aus den Mutterzellen aus, sterben aber bald. 0,25 % NaCl: Die Spermatozoiden schlüpfen aus und schwärmen recht lebhaft. 0,08 % NaCl: Die Spermatozoiden verhalten sich in diesem Medium ganz normal, d. h. wie in reinem Wasser.

2) In diesem Falle bestand die Außenflüssigkeit aus reinem Leitungswasser.

zoiden. Eine Flüssigkeitssäule von 3 mm Länge wurde in 5 Minuten vollständig mit Spermatozoiden gefüllt.

Legumin 0,02 % in Sodalösung. Deutliche Ansammlung vor der Kapillare, rasches Eindringen und in kurzer Zeit reichliche Anhäufung von lebhaft schwärmenden Spermatozoiden innerhalb der Kapillare. Nach 10—15 Minuten sterben indessen, wohl infolge der Alkaliwirkung, die meisten Eindringlinge ab.

Alkalialbuminat (Grübler) in 5 % und 1 % Lösungen (Leitungswasser) wirkt, soviel ich habe finden können, nicht als positives Chemotropicum, sondern eher repulsiv, weil das Gebiet unmittelbar vor der Kapillarmündung sich in diesen Versuchen relativ arm an Spermatazoiden zeigt; sporadisches Eindringen. — Ein anderes von Hammarsten erhaltenes Präparat zeigte analoge Wirkungen.

Proteïnsubstanz aus Pflanzen (Merck)[1]: Sehr starkes Chemotropicum. 0,5 % (in Leitungswasser): momentane starke Ansammlung vor der Kapillarmündung, dann reichliches Eindringen; in der Mündung bleibt noch eine geraume Zeit eine dicke Wolke tanzender Spermatozoen.

2 % Proteïnsubstanz von Pflanzen: massenhafte Ansammlung vor der Kapillare; nach einigen Minuten sehr reichliches Eindringen und zwar so lebhaft, daß z. B. in einem konkreten Falle, wo die Kapillare bei einem lichten Durchmesser von 0,1 mm eine Flüssigkeitssäule von 1,5 cm Länge enthielt, die Spermatozoen in 5 Minuten das Rohr auf 2,5 mm vollständig erfüllten; im hinteren Teile dann allmähliches Absterben infolge Sauerstoffmangels.

Hämoglobin. Das Präparat wurde in Leitungswasser digeriert und vom ungelösten Rückstande abfiltriert.

5 % Hämoglobin: Starke Ansammlung vor der Kapillarmündung, und zwar über eine sehr große Zone; manche Spermatozoen gehen auch unbehindert in die Röhre hinein, wo allmählich eine Ansammlung zustande kommt.

---

1) Über die Darstellung dieses Präparates, das offenbar ein Gemisch aus verschiedenen Stoffen darstellt, hat mir die Firma Merck gütigst folgendes mitgeteilt: „Proteïnsubstanz aus Pflanzen ist Glutenfibrin, nach Ritthausen durch Ausziehen von frisch dargestelltem Kleber mit 60—80 % Alkohol in der Kälte, Lösen des Rückstandes mit 0,1 % Kalilauge, Filtrieren, Fällen mit verdünnter Essigsäure und Ausziehen des Rückstandes bei 30—40° mit 70 % Alkohol. Nach teilweisem Abdestillieren des Alkohols scheidet sich beim Erkalten Glutenfibrin aus, Abfiltrieren und Auswaschen mit Alkohol und Äther."

2 % Hämoglobin: In einer Minute massenhafte Ansammlung unmittelbar vor der Kapillare und in der Mündung; dann Eindringen. Chemotaxis sehr ausgeprägt, besonders schön unmittelbar vor der Röhrenmündung.

0,5 % Hämoglobin: Kolossale Ansammlung vor der Kapillare und allmähliches Eindringen; die Hauptmasse der angelockten Spermatozoen befindet sich noch nach 3 Minuten außerhalb der Kapillare. In einem Versuche, wo die vor der Mündung wolkenartig aufgehäuften Spermatozoiden durch Wasserströmung zur Seite geführt wurden, war schon nach einer Minute die Ansammlung vor der Kapillare wieder hergestellt.

0,2 % Hämoglobin: Lebhafte Ansammlung vor der Kapillare, rasches Eindringen.

0,002 % Hämoglobin: Deutliche Chemotaxis.

0,001 % Hämoglobin: Ausgeprägte Ansammlung, und zwar sowohl in der Mündung, wie in der Röhre; in einem konkreten Falle waren nach 3/4 Stunde fast sämtliche Spermatozoiden des Versuchstropfens in die Kapillare eingefangen, wo sie zu dieser Zeit noch lebhaft schwärmten.

0,0005 % Hämoglobin scheint ohne sicher konstatierbare chemotaktische Reizwirkung zu sein.

Submaxillarismucin. Das Präparat wurde kräftig mit kaltem Leitungswasser geschüttelt, wobei viele ungelöste Schleimflocken zurückblieben. — In kurzer Zeit massenhafte Ansammlung in der Kapillare; sehr schöne Chemotaxis. Wurden die ungelöst gebliebenen Schleimflocken in den Versuchstropfen gebracht, so entstand eine starke Ansammlung um die betreffenden Fragmente.

Mucinalkali: 0,3 % in Leitungswasser, wobei ein guter Teil der Substanz ungelöst blieb. Starke Ansammlung in der Kapillare und massenhaftes Eindringen. Nach 5 Minuten kolossale Ansammlung in der Kapillare, während das Gesichtsfeld im übrigen keine Spermatozoen zeigt.

Helicoproteid. Von dieser schwerlöslichen Substanz wurden kleine Fragmente in den Versuchstropfen gebracht, welche bald, besonders in den Rissen usw., eine deutliche Ansammlung veranlaßten.

Nukleïn wurde in derselben Weise geprüft und erwies sich auch als ein mäßiges Chemotropicum gegenüber den *Marchantia*-Spermatozoiden.

Ptyalin. 0,5 % in Leitungswasser: Ansammlung vor der Kapillare und Eindringen, Chemotaxis aber im ganzen ziemlich schwach.

Takadiastase. 0,5 % in Leitungswasser: In der Röhre keine Ansammlung, die unmittelbar vor der Mündung befindlichen Spermatozoiden verlangsamen ihre Bewegungen und sterben bald ab. 0,1 %: Ungefähr dieselbe Einwirkung. Eine kleine Bakterie, die in einem Versuche zufällig im Versuchstropfen reichlich vorhanden war, wurde dagegen von diesem Präparate energisch (und unbeschädigt) angelockt.

IV. Allgemeines über die chemische Qualität der Reizstoffe. Die Reizschwelle.

Überblickt man die im vorigen mitgeteilten Beobachtungen, so stellt sich heraus, daß von den untersuchten Proteïnstoffen die allermeisten imstande sind, eine mehr oder weniger energische Anlockung der *Marchantia*-Spermatozoiden herbeizuführen. Mit negativem Erfolge wurden bis jetzt nur Alkalialbuminat und Takadiastase geprüft; es ist aber nicht ausgeschlossen, daß der negative Erfolg in diesem Falle auf schädlich wirkenden Beimischungen beruhte.

Ferner zeigt es sich, daß unter den Reizstoffen die meisten größeren Gruppen der Proteïnstoffe vertreten sind. Von den Eiweißkörpern im engeren Sinne sind nicht nur die Albumine und Globuline, sondern auch die Nukleoalbumine kräftige Chemotropica gegenüber den *Marchantia*-Spermatozoiden; von den Proteïden sind ebenfalls die Hämoglobine, die Glykoproteïde und das Nukleïn mehr oder weniger starke Reizmittel. Die Diastase, welche nach den Untersuchungen Wroblewskis[1]) ebenfalls den Proteïnstoffen beizuzählen wäre, ist für die *Marchantia*-Spermatozoiden ein vorzügliches Chemotropicum.

In bezug auf die Stärke der ausgeübten Reizwirkung erwiesen sich die von mir geprüften Proteïnstoffe keineswegs gleichwertig, indessen kann man nicht behaupten, daß irgend eine bestimmte natürliche Gruppe in dieser Hinsicht besonders wirksam wäre, viel-

---

1) Über die chemische Beschaffenheit der Diastase usw. (Zeitschr. f. physiolog. Chemie, Bd. 24, p. 173—223).

mehr verteilen sich die kräftigsten Chemotropica ziemlich gleichmäßig auf die verschiedenen Gruppen der Proteïnstoffe. Zu dieser Kategorie gehören also außer der Diastase das Eieralbumin, das Vitellin aus Eigelb, das Hämoglobin, das Submaxillarismucin sowie das oben erwähnte Stoffgemisch „Proteïnsubstanz aus Pflanzen". Weniger energisch, aber immerhin recht kräftig wirken Albumin aus Blut, Kristallin, Globulin, Kaseïn, Legumin; noch schwächer Helicoproteïd und Nukleïn. Indessen darf man dieser Skala nicht zu großes Gewicht beimessen, da, abgesehen von der verschiedenen Löslichkeit, Reinheit und Alter der Präparate zweifelsohne einen gewissen Einfluß auf die chemotropische Reizkraft ausüben.

Die Empfindlichkeit der *Marchantia*-Spermatozoiden gegenüber Proteïnstoffen ist eine chemisch spezialisierte Reizbarkeit, denn von anderen Stoffen werden sie, soweit unsere Erfahrungen gegenwärtig reichen, nicht im geringsten chemotaktisch beeinflußt. Die Wirkungslosigkeit der verschiedensten organischen Säuren, Kohlehydrate und Glukoside wurde schon konstatiert von Pfeffer[1]), welcher Forscher auch die Spaltungsprodukte der Eiweißkörper (Asparagin, Leucin, Tyrosin usw.) sowie Pepton und Fleischextrakt mit negativem Erfolge auf ihre diesbezügliche Wirksamkeit untersuchte. Die Proteïnstoffe wurden aber von Pfeffer nicht herangezogen, und so erklärt es sich, daß der spezifische Reizstoff der *Marchantia*-Spermatozoiden bis jetzt unentdeckt blieb.

Eine schwache richtende Reizwirkung glaubte Pfeffer doch zu bemerken, wenn er die Abkochung von *Marchantia* in höherer Konzentration als Chemotropicum verwendete[2]), doch kam er zu keinem bestimmten Resultate, weil diese Anziehung, wenn überhaupt vorhanden, jedenfalls minimal war und nur bei höherer Konzentration eintrat, bei welcher die in die Kapillare gelangenden Samenfäden bald ihren Tod fanden. Auch der Saft, welcher durch Auspressen der mit etwas Wasser zerstampften Thalluslappen von *Marchantia* gewonnen war, übte keine deutlichere Anziehung als das Dekokt aus. Dieser negative Erfolg wird leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß die Eiweißkörper beim Kochen größtenteils koaguliert werden, und die allerdings nicht koagulierende Diastase von den reichlich vorhandenen Gerbstoffen auch zum guten Teil niedergeschlagen

1) Lokomotor. Richtungsbeweg., p. 438.

2) a. a. O., p. 437.

wird, welch letzteres ja auch für den durch Auspressen gewonnenen Saft zutrifft. Außerdem gehen zweifelsohne aus den Thalluslappen schädlich wirkende Stoffe bei der Extraktion in die Flüssigkeit hinüber.

Pfeffer bemerkt indessen, daß man vielleicht entscheidende Resultate bekommen würde, wenn die Abkochung nicht, wie die von ihm benutzte aus Thalluslappen mit nur wenigen weiblichen Hüten, sondern allein aus weiblichen Hüten hergestellt würde. Diese Vermutung Pfeffers hat sich in der Tat vollständig bestätigt. Bei den Extrakten verfuhr ich aber nach derselben Methode, die Brown und Morris[1]) für den Diastasenachweis in den Laubblättern mit dem bekannten Erfolg benutzten: die weiblichen Hüte — etwa zwanzig Stück — wurden also bei 55 ° C rasch getrocknet, pulverisiert und dann während einiger Stunden mit 10 ccm Wasser bei 55 ° C digeriert. Die abfiltrierte Flüssigkeit erwies sich als ein vorzügliches Chemotropicum gegenüber den *Marchantia*-Spermatozoiden.

Es ist nicht ohne Interesse, die *Marchantia*-Spermatozoiden in bezug auf ihre chemotaktische Reizbarkeit mit solchen Organismen zu vergleichen, die ebenfalls von Proteïnstoffen chemotaktisch resp. chemotropisch gereizt werden. Es sind dies die Leukocyten der Warmblüter[2]) und die Pollenschläuche gewisser Phanerogamen[3]). In der Tat ist es sehr merkwürdig, wie nahe diese drei Gruppen von Lebewesen, die ja sonst nichts mit einander zu tun haben, in bezug auf ihre chemotropische Reizbarkeit miteinander übereinstimmen.

Was nun zuerst die Pollenschäuche betrifft, so werden diese, wenn sie überhaupt von Proteïnstoffen gereizt werden, gerade von denjenigen Eiweißkörpern resp. Proteïden abgelenkt, welche auf die *Marchantia*-Spermatozoen einen chemotaktischen Reiz ausüben[4]). Und zwar findet auch insofern ein Parallelismus statt, als Diastase, Mucin, Mucinalkali und „Proteïnsubstanz aus Pflanzen“, welche Präparate die Lebermoosspermatozoiden am kräftigsten anlocken, sich auch für Pollenschläuche als die wirksamsten Chemotropica erweisen. Die Wirkung des Ptyalinpräparates war in beiden Fällen

1) Brown und Morris, Journ. of the Chemical Soc. 1893, p. 660.

2) Buchner, Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten und deren Beziehung zur Entzündung und Eiterung (Berl. klin. Wochenschr., 24. Nov. 1890).

3) Lidforss, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1899, Bd. XVII, p. 236—242.

4) Näheres hierüber in meiner bald deutsch erscheinenden Arbeit „Über die Reizbewegungen der Pollenschläuche“.

deutlich, aber schwach, Takadiastase wirkte ebenso schädlich auf die Spermatozoiden wie auf Pollenschläuche. Der einzige diesbezügliche Unterschied zwischen den beiden Organismen wurde darin gefunden, daß Alkalialbuminat, welches die Pollenschläuche energisch ablenkt, sich gegenüber den Lebermoosspermatozoiden wirkungslos oder sogar giftig erwies. Sonst herrscht auch insofern Übereinstimmung, als sowohl Peptone und Albumosen wie auch die Spaltungsprodukte der Eiweißkörper (Tyrosin, Leucin, Asparagin usw.) in beiden Fällen chemotaktisch wirkungslos sind.

Die chemotaktische Reizbarkeit der Leukocyten, die zuerst von Leber festgestellt wurde, scheint auch im wesentlichen mit derjenigen der Pollenschläuche und Lebermoosspermatozoiden übereinzustimmen. Nach den Untersuchungen Buchners werden die Leukocyten der Warmblüter (Kaninchen, Meerschweinchen, Mensch) von den verschiedensten Proteïnstoffen resp. proteïnartigen Verbindungen angelockt, und zwar erwiesen sich auch in diesem Falle die Pflanzenkaseïne als kräftige Chemotropica. Sehr energisch wirkten die sog. Bakterienproteïne, und Alkalialbuminate, die aus Muskelfleisch, Leber, Lunge und Niere des Kaninchens dargestellt wurden. Dagegen wurden die Leukocyten von den Zersetzungsprodukten der Eiweißstoffe nur schwach und von Eiweißpepton gar nicht chemotaktisch gereizt. Die Übereinstimmung mit dem Verhalten der Pollenschläuche und der Lebermoosspermatozoiden liegt auf der Hand.

Wenn es also schon jetzt feststeht, daß die Proteïnstoffe als Chemotropica keine unwichtige Rolle spielen, so werden sich wohl mit der Zeit mehrere derartige Fälle den jetzt bekannten anreihen lassen. Insbesondere wäre man versucht, an die Samenfäden von *Marsilia*, *Chara*, *Sphagnum* usw. zu denken, deren chemotaktische Reizbarkeit von Pfeffer sichergestellt wurde, ohne daß es bis jetzt gelang, den spezifischen Reizstoff ausfindig zu machen. Ich selbst hatte bis jetzt keine Gelegenheit, die Samenfäden der betreffenden Pflanzen zu untersuchen, und überlasse es anderen gern, die eben ausgesprochene Vermutung auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Besonders bei submers vegetierenden Pflanzen, wie *Chara* usw., wären die langsam diffundierenden, oft schwerlöslichen Proteïnstoffe recht zweckmäßige Chemotropica.

Aus den oben mitgeteilten speziellen Beobachtungen ist ersichtlich, daß die Reizschwelle für die kräftigeren Chemotropica

ziemlich tief liegt. So werden die Samenfäden von *Marchantia* von 0,001 prozentigen Albumin- und Hämoglobinlösungen sehr deutlich angelockt und Malzdiastase vermag noch bei einer Verdünnung von 0,0005 % eine gut sichtbare Reizwirkung auszuüben. Wenn man bedenkt, daß weder Albumin noch Diastase chemisch einheitliche Körper darstellen, so leuchtet es ein, daß die soeben angegebenen Zahlen etwas zu hoch sind, daß also für den spezifischen Reizstoff der wirkliche Grenzwert etwas tiefer liegt.

Wenn es nun im allgemeinen recht schwer ist, den unteren Schwellenwert bei chemotaktischer Reizung genau zu präzisieren, so ist dies ganz besonders bei *Marchantia* der Fall. Denn infolge des Bestrebens der Samenfäden nach gleichmäßiger Verteilung[1]) gelangen immer einzelne in die Kapillare, und wenn in dieser allmählich Sauerstoffmangel eintritt, so verlangsamen die Spermatozoen ihre Bewegungen, womit sofort die Bedingung für eine Ansammlung in der Röhre gegeben ist. Unter Umständen ist es mir vorgekommen, als ob das Bewegungsvermögen der eingedrungenen Spermatozoen durch das lebhafte und wiederholte Anprallen an die Kapillarwände etwas herabgesetzt werde, was ja auch eine gewisse Ansammlung hervorrufen könnte. Anderseits sind die Bedingungen einer aërotaktischen Anlockung, die ja leicht eine rein chemotaktische vortäuschen kann, sofort gegeben, wenn die Kapillarflüssigkeit sauerstoffreicher ist als das Außenmedium.

Indessen steht soviel fest, daß der untere Schwellenwert für die kräftigst wirksamen Präparate nicht über 0,0005 % liegt; nach Pfeffers Untersuchungen liegt die Reizschwelle der Samenfäden der Farne[2]) ebenso wie die der Samenfäden der Laubmoose[3]) bei einem Gehalt der Flüssigkeit an 0,001 % des spezifischen Reizmittels, der untere Schwellenwert ist also hier etwas größer als bei den Lebermoosspermatozoiden. Indessen wäre es zweifelsohne verkehrt, aus diesem Grunde auf eine größere Empfindlichkeit der letzteren schließen zu wollen; der betreffende Unterschied kann sehr wohl dadurch erklärt werden, daß bei den langsam diffundierenden Diastase- und Eiweißpräparaten das Konzentrationsgefälle länger erhalten wird als bei so rasch diffundierenden Stoffen wie Apfelsäure und Rohrzucker. Vielmehr sprechen die beobachteten Tatsachen

---

1) siehe oben.

2) Lokomotor. Richtungsbeweg., p. 397 ff.

3) a. a. O., p. 431.

dafür, daß die chemotaktische Empfindlichkeit bei den Samenfäden der Laubmoose, der Lebermoose und der Farne annähernd gleich groß sei.

Es gibt indessen eine Frage, für deren Entscheidung die beobachteten Schwellenwerte von ausschlaggebender Bedeutung sind. Wenn man sieht, was für ein kräftiges Chemotropicum die Diastase den *Marchantia*-Spermatozoiden gegenüber darstellt, wenn man ferner bedenkt, wie leicht die Fermente bei der Fällung der Eiweißkörper mitgerissen werden, so könnte man die Frage aufwerfen, ob die von den Albumin-, Globulin-, Nukleïn- und Glykoproteïdpräparaten ausgehende Reizwirkung wirklich von den betreffenden Proteïnstoffen ausgeübt würde, oder ob sie nicht vielmehr auf die Rechnung beigemischter Fermente zu schreiben wäre. Bekanntlich sind in fast allen Organen der höheren Pflanzen diastatische Fermente vorhanden, und zwar besonders reichlich in solchen Pflanzenteilen, aus denen die vegetativen Proteïnstoffe gewonnen werden. Auch im Tierkörper finden sich diastatische Fermente nicht nur in den Speicheldrüsen, Pankreas usw., sondern auch im Blut- und Lymphserum [1]; sogar im Hühnerei ist nach den Untersuchungen Müllers und Masayamas [2] ein diastatisches Ferment vorhanden und zwar sowohl im Weißen, wie im Dotter. Es wäre also sehr wohl möglich, daß zB. in dem benutzten Präparate „Albumin aus Eiweiß" gewisse Mengen eines diastatischen Fermentes enthalten wären, die eine chemotaktische Reizwirkung ausüben könnten, auch wenn die amylolytische Kraft des Fermentes vernichtet wäre.

In dieser Hinsicht geben nun die gefundenen Schwellenwerte einen recht deutlichen Fingerzeig. Der Diastasegehalt im Weißen des Hühnereies ist nicht erheblich, nach 24 Stunden geben 70 ccm eines 2 proz. Stärkekleisters mit dem Weißen eines Hühnereis nur 0,14 g Zucker, allein das Albumin aus Eiweiß wirkt noch chemotaktisch reizend bei einer Verdünnung auf 1 : 100000. Da nun der untere Schwellenwert an einem Diastasepräparat ungefähr bei 0,0005 % liegt, so wäre es offenbar verkehrt, die chemotaktische

---

1) Bial, Über die diastatische Wirkung des Blut- und Lymphserums (Pflügers Arch., Bd. 52, p. 136—156), und Ders., Weitere Beobachtungen über das diastatische Ferment des Blutes (ebenda, Bd. 53, p. 156—170); Röhmann, Zur Kenntnis des diastatischen Fermentes der Lymphe (ebenda, Bd. 52).

2) Müller und Masayama, Über ein diastatisches Ferment im Hühnerei (Zeitschr. f. Biologie, No. I, Bd. 21).

Wirkung einer 0,001 prozentigen Albuminlösung auf die Rechnung der in dieser Lösung eventuell vorhandenen unendlich geringen Diastasemengen zu schreiben; im Gegenteil muß die genannte Reizwirkung in diesem Falle von dem Albumin als solchem ausgehen.

Zu gleichen Schlußfolgerungen führen die Versuche mit Hämoglobin. Obwohl die roten Blutkörperchen nach den Untersuchungen von Bial und Röhmann vollkommen diastasefrei sind, so wäre es vielleicht doch denkbar, daß bei der Reingewinnung des Hämoglobins aus Blut kleine Mengen Serumdiastase mitgerissen werden könnten; sollte dies auch der Fall sein, so zeigt doch der für Hämoglobin konstatierte untere Schwellenwert, daß die von diesem Präparate ausgehende chemotaktische Reizwirkung nicht minimalen Verunreinigungen, sondern dem Eiweißkörper als solchem zugeschrieben werden muß.

V. Repulsionswirkungen. Die physiologische Qualität der Chemotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden.

Aus Pfeffers Beobachtungen über das Verhalten der *Marchantia*-Spermatozoiden gegenüber Salzlösungen[1]) geht unzweifelhaft hervor, daß eine osmotaktische Reizbarkeit bei diesen Organismen nicht vorhanden ist. Enthielt zB. die Kapillarflüssigkeit 10% Kaliumnitrat oder 12% Natriumsulfat oder 20% Rohrzucker, so drangen trotzdem eine erhebliche Anzahl Samenfäden in die Rohre hinein, wo sie bald ihren Tod fanden, und es entstanden in dieser Weise gelegentlich förmliche Pfropfen von Samenfäden nahe an der Mündung der Kapillare. Selbst habe ich gesehen, wie die Samenfäden ganz ungeniert zB. in eine 7proz. Kaliumnitratlösung hineinsteuerten, wo sie nach einigen Sekunden völlig bewegungslos wurden.

Diese Beobachtungen sind besonders deshalb von Interesse, weil sie zeigen, daß diejenigen Repulsionswirkungen, die in gewissen Fällen tatsächlich stattfinden, rein chemotaktischer Natur sind. Solche Repulsionswirkungen erhält man am reinsten in Versuchen mit Malzdiastase, falls die Kapillarflüssigkeit mehr als 1% Diastase enthält[2]). Es dringen dann entweder gar keine oder nur ver-

1) a. a. O., p. 436.

2) Ein Umstand, der vielleicht zu Täuschungen Anlaß geben könnte, mag hier kurz erwähnt werden. Bringt man in 100 ccm Wasser etwa 2 g Malzdiastase, und

einzelte Spermatozoiden in die Kapillare hinein, während das Streben nach gleichmäßiger Verteilung sonst zahlreiche Spermatozoiden in die Kapillare gelangen läßt, auch wenn kein Reizstoff vorhanden ist. Bei Verwendung konzentrierter Diastaselösungen läßt sich auch sehr schön beobachten, wie die anfangs angelockten Spermatozoiden vor der Mündung zurückprallen; oft sieht es fast so aus, als würden die Spermatozoiden von einer unsichtbaren Gewalt zurückgeschleudert. Da, wie schon hervorgehoben, osmotaktische Reizbarkeit diesen Spermatozoiden abgeht, so muß die betreffende Abstoßung rein chemotaktischer Natur sein.

In den Versuchen mit starken (1—5 prozentigen) Albuminlösungen werden die Verhältnisse dadurch getrübt, daß die benutzten Albuminpräparate bei dieser Konzentration eine deutliche Giftwirkung auf die Samenfäden ausüben, und in Versuchen mit Hämoglobin wurden auch bei Verwendung 5 prozentiger Lösungen nur schwache, ziemlich rasch vorübergehende Repulsionswirkungen erzielt. Wurde dagegen eine sonst kräftig anlockende Diastaselösung mit einigen Volumprozenten Alkohol oder mit Spuren von Zitronensäure versetzt, so stellten sich unverkennbare Repulsionserscheinungen ein. Ich halte es indessen nicht für geboten, auf diese Beobachtungen näher einzugehen, da dieselben sich vollständig decken mit den Erfahrungen, die Pfeffer an Farnspermatozoiden gemacht hat.

Es bleibt noch übrig, den Vorgang des Einschwärmens und die physiologische Qualität der bei diesen Samenfäden vorhandenen Chemotaxis etwas näher zu betrachten. Bekanntlich hat in jüngster Zeit Rothert[1]) zwei prinzipiell verschiedene Arten von Chemotaxis, die strophische und die apobatische, unterschieden, die man wohl aber besser mit Pfeffer[2]) als Topochemotaxis und Phobochemotaxis

schüttelt man das ganze einige Minuten in der Kälte, so erhält man eine Flüssigkeit, von welcher die *Marchantia*-Spermatozoiden energisch angelockt werden. Erwärmt man die Flüssigkeit, ohne daß sie vorher filtriert wurde, auf einige Minuten zum Sieden, so zeigt sich die so erhaltene Diastaselösung wirkungslos gegenüber den *Marchantia*-Spermatozoiden. Man könnte vielleicht daraus den Schluß ziehen wollen, daß das chemotaktische Reizvermögen durch das Kochen vernichtet worden wäre; das Ausbleiben der chemotaktischen Anlockung beruht aber in diesem Falle nur darauf, daß bei der Erwärmung soviel Diastase aufgelöst wurde, daß die Flüssigkeit jetzt repulsiv wirkt.

1) Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen (Flora, Bd. 88, 1901, p. 371).

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie (II. Aufl.), Bd. II, p. 755 ff.

bezeichnet. Indem ich die einschlägigen Erörterungen der genannten Forscher als bekannt voraussetze, will ich aus meinen eigenen Beobachtungen nur diejenigen Momente hervorheben, welche mit einiger Wahrscheinlichkeit darüber Aufschluß geben können, ob bei den Samenfäden der *Marchantia* Topo- oder Phobochemotaxis vorhanden sei.

Eine solche Entscheidung ist nicht immer leicht, besonders wenn es sich um kleine, rasch bewegliche Organismen handelt. Als besonders charakteristisch für den äußeren Verlauf der phobochemotaktischen Reaktion hebt Rothert hervor, daß in den auf diesem Wege zustande gekommenen Ansammlungen eine ausgesprochene wimmelnde Bewegung herrscht, was darauf beruht, daß die einzelnen Individuen sich in den verschiedensten Richtungen hin- und herbewegen. Auch entsteht nach Rothert die phobochemotaktische Ansammlung stets zunächst vor der Kapillarmündung (auch wo keinerlei Repulsivwirkung vorliegt) und dringt erst nach einiger Zeit in die Kapillare selbst ein.

Diese zwei Charakteristika, die wimmelnde Bewegung und die Ansammlung vor der Kapillarmündung, sind bei den chemotaktischen Bewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden oft sehr schön zu sehen. Indessen wäre es sicher voreilig, aus diesen Beobachtungen hier auf eine Phobochemotaxis schließen zu wollen. Denn die Ansammlung vor der Kapillarmündung und teilweise auch die wimmelnde Bewegung der Spermatozoiden beruht in diesem Falle in erster Linie auf Repulsivwirkungen, die vom Chemotropicum ausgehen; die betreffenden Erscheinungen stellen sich nämlich erst bei einer gewissen Höhe der Konzentration ein, und bleiben aus, wenn die Konzentration des Chemotropicums niedriger gewählt wird, obwohl auch dann eine rasche und reichliche Ansammlung in der Kapillare zustande kommt.

Es gibt indessen auch direkte Beobachtungen, die dafür sprechen, daß die Chemotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden topotaktischer Natur ist.

In dieser Hinsicht mag zuerst hervorgehoben werden, wie rasch die Spermatozoiden bei gewissen Konzentrationen des Reizmittels in die Kapillare eindringen. Bei der phobochemotaktischen Ansammlung findet bekanntlich keine positive Anlockung statt, es werden nur die in die Diffusionszone resp. in die Kapillare zufällig hineingelangenden Individuen festgehalten. Wenn man nun zB. sieht, daß bei einem Gehalt der Kapillarflüssigkeit von 0,1 % Al-

bumin zwei Minuten genügen, damit die Kapillare auf eine Länge von 5 mm mit einem dichten wolkenartig aussehenden Gedränge von Spermatozoiden gefüllt wird, so muß man sich doch sagen, daß eine in dieser Weise stattfindende Ansammlung schwerlich auf einem zufälligen Hineingeraten der Spermatozoiden beruhen kann, sondern nur durch eine positive Anlockung ihre Erklärung findet. Allerdings ist ja auch bei der phobochemotaktischen Reaktion eine fast momentane Ansammlung in der Kapillare theoretisch möglich, falls nämlich die betreffenden Organismen sich mit entsprechender Geschwindigkeit bewegen, was aber bei den Samenfäden von *Marchantia* sicher nicht der Fall ist.

Einen weiteren Fingerzeig gibt das Benehmen der in die Kapillare eingedrungenen Spermatozoiden. Sehr oft, besonders bei Verwendung niedriger Konzentrationen des Reizmittels habe ich gesehen, wie die eingedrungenen Spermatozoiden sich geradlinig gegen das hintere Ende der Kapillare d. h. in der Richtung gegen das Konzentrationsgefälle bewegen. Diese Beobachtung spricht auch dafür, daß es sich hier um eine Richtungsbewegung und nicht um eine phobische Reaktion handelt.

Schließlich habe ich auch unter Umständen direkt beobachten können, wie die Spermatozoiden in fast geradlinigen Bahnen auf das Reizmittel lossteuerten. Es geschah dies am besten, wenn die Spermatozoiden aus irgend einem Grunde etwas geschwächt, also in ihren Bewegungen etwas verlangsamt waren, ohne dabei die chemotaktische Empfindlichkeit eingebüßt zu haben. Besonders bei Verwendung winziger Fragmente von Mucin, das stark chemotaktisch, dabei aber auch etwas giftig wirkt, trat die topotaktische Natur der Reaktion recht deutlich zu Tage.

Indessen will ich hiermit keineswegs behaupten, daß Phobochemotaxis den *Marchantia*-Spermatozoiden vollkommen abgeht. Die beiden Reizbarkeiten können ja tatsächlich sehr wohl nebeneinander bestehen, und es scheint nach meinen bisherigen, allerdings lückenhaften Beobachtungen nicht ausgeschlossen, daß die im nächsten Kapitel etwas näher zu behandelnde Aërotaxis der Samenfäden vorwiegend phobotaktischer Natur ist. Bei der Chemotaxis im engeren Sinne spielt dagegen aller Wahrscheinlichkeit nach die topotaktische Reaktion praktisch die Hauptrolle.

VI. Die Aërotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden.

Eine aërotaktische Reizbarkeit kann natürlich nicht daraus gefolgert werden, daß die Spermatozoiden in mit Deckglas bedeckten Kulturtropfen oft eine ausgesprochene Neigung haben, sich gegen den Rand des Deckglases zu begeben. Eine solche Ansammlung an der Peripherie des Präparates kommt auch im unbedeckten Tropfen vor, und zwar auch dann, wenn sämtliche Spermatozoiden abgestorben sind. Beläßt man einen solchen unbedeckten Kulturtropfen in mäßig feuchter Luft, so findet man nach 3—4 Stunden die Leichen der Spermatozoiden massenhaft an den Rändern des Tropfens angehäuft. Die Ursache dieser Erscheinung, die mit Reizbewegung nichts zu tun hat, ist von Pfeffer hinlänglich aufgeklärt worden[1]).

Anderseits ist die bei den Samenfäden von *Marchantia* tatsächlich vorhandene aërotaktische Reizbarkeit nicht so stark ausgebildet, daß im bedeckten Tropfen eine Ansammlung um Luftblasen, Algenzellen u. dergl. zustande kommt. Offenbar ist unter diesen Umständen das Konzentrationsgefälle nicht steil genug, um eine Reaktion auslösen zu können.

Hingegen läßt sich, wie schon eingangs erwähnt wurde, die Aërotaxis relativ leicht nachweisen, wenn man Kapillaren benutzt, die nur eine sehr kurze Flüssigkeitssäule enthalten. Selbstverständlich muß in diesen Versuchen die Kapillarflüssigkeit, abgesehen von dem verschiedenen Gehalt an Sauerstoff, mit der Außenflüssigkeit vollkommen identisch sein. Schiebt man nun zu einem bedeckten mit Spermatozoiden beschickten Kulturtropfen eine solche Kapillare, die im vorderen Teile eine Wassersäule von $^1/_3$—$^1/_2$ mm Länge und sonst Luft enthält, so findet man nach einigen Minuten eine überaus reichliche Ansammlung von Samenfäden in der Kapillarflüssigkeit, und zwar besonders im hinteren Teile an der Grenze gegen den Luftraum. Sehr hübsch gestaltet sich der Vorgang, falls die Kapillarflüssigkeit eine Luftblase enthält, die vorläufig das Weiterdringen der Spermatozoiden behindert. Durch den lebhaften Sauerstoffverbrauch der Spermatozoiden wird nämlich das Volumen der Blase bald derartig verringert, daß ein Kanal zwischen Wand und Blase entsteht, und dann füllt sich auch bald der hintere Raum mit lebhaft schwärmenden Spermatozoiden.

---

1) Über chemotaktische Bewegungen usw., p. 436.

Es wurde eingangs beiläufig erwähnt, daß die anlockende Wirkung des Sauerstoffs in meinen Versuchen meistens ausblieb, falls die Länge der Flüssigkeitssäule mehr als 2 mm betrug. Ausschlaggebend hierbei ist natürlich neben der Länge der Flüssigkeitssäule auch der Durchmesser der Kapillare. So erhielt ich, um nur einen konkreten Fall anzuführen, eine sehr schöne aërotaktische Ansammlung als der lichte Durchmesser der Kapillare 0,17 mm und die Länge der Flüssigkeitssäule 0,75 mm betrug; dagegen trat gar keine aërotaktische Reaktion ein, als die Flüssigkeitssäule wie im vorigen Versuche, eine Länge von 0,75 mm besaß, der lichte Durchmesser der Kapillare aber nur 0,05 mm betrug.

Übrigens spielt in bezug auf die Aërotaxis der Stimmungswechsel der Spermatozoiden eine womöglich noch größere Rolle als bei der Chemotaxis, wo dieser Faktor oft sehr störend eingreift[1]). Äußere Faktoren, Altersschwäche, schlechte Ernährung der Mutterpflanze setzen oft die chemotaktische Empfindlichkeit in erheblichem Masse herab, und diese Inkonstanz der taktischen Reizbarkeit macht sich vielleicht bei den aërotaktischen Erscheinungen in noch höherem Grade bemerkbar. Es bedarf deshalb keiner weiteren Erklärung, daß in den Versuchen Pfeffers[2]) die Samenfäden von *Marchantia* sich gegen aërotaktische Reize indifferent verhielten.

Ob die bis jetzt besprochene Aërotaxis eine topische oder phobische Reaktion darstellt, habe ich bis jetzt nicht mit Sicherheit entscheiden können. Allerdings habe ich den Eindruck bekommen, daß das Eindringen in die Kapillare bei aërotaktischer Reizung etwas langsamer geschieht, als bei chemotaktischer Reizung, was ja für die letzterwähnte Alternative sprechen würde. Doch bleibt dies ja nur eine Vermutung; ebenso muß ich es einstweilen dahingestellt sein lassen, ob die Aërotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden praktisch irgend welche Bedeutung hat oder nicht.

Die im vorigen mitgeteilten Angaben stützen sich auf Beobachtungen, die ich vorläufig nur an den Spermatozoiden von *Marchantia polymorpha* gemacht habe; von anderen Lebermoosen konnte ich bis jetzt kein für eine derartige Untersuchung geeignetes

1) Vergl. hierüber besonders Rothert, a. a. O., Kap. IX: Die Inkonstanz der taktischen Eigenschaften.

2) a. a. O., p. 437.

Material bekommen. Wenn man aber bedenkt, daß für die Spermatozoiden sämtlicher untersuchter Farne Äpfelsäure, für diejenigen der bis jetzt untersuchten Laubmoose Rohrzucker das spezifische Reizmittel darstellt, so wird man wohl zu der Annahme berechtigt sein, daß ein guter Teil, wenn nicht die Mehrzahl der Lebermoose Spermatozoiden erzeugen, die von Proteïnstoffen chemotaktisch gereizt werden.

Lund, Botanisches Institut der Universität.

Die Apogamie der Eualchimillen
und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel I—IV.

Die so überaus wichtige Arbeit von Sv. Murbeck über „parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*“[1]) gab die Anregung zu der vorliegenden Untersuchung. Denn Murbecks Figuren schienen mir auch noch eine andere Deutung als die von ihm gegebene zuzulassen, und seine Schilderungen einer Ergänzung zu bedürfen.

Um der Aufgabe, die ich mir stellte, zu genügen, mußte meine Untersuchung sich über eine möglichst große Zahl von Arten aus der Sektion *Eualchimilla* erstrecken. Auch *Alchimilla arvensis* aus der Untergattung *Aphanes*, außereuropäische Alchimillen, sowie Vertreter der Gattung *Rubus* und *Rosa* wurden zum Vergleich herangezogen.

Die beiden wichtigsten Ergebnisse der Murbeckschen Arbeit, die Befunde nämlich, daß das Ei der Eualchimillen ohne Befruchtung einen Keim bildet, und daß der Entstehung des Eies eine Reduktion der Chromosomenzahl nicht vorausgeht, haben in meinen Untersuchungen ihre Bestätigung gefunden. Hingegen bin ich über den Ursprung des Embryosacks der apogamen Alchimillen zu einem anderen Ergebnis als Murbeck gelangt, womit auch meine Beurteilung des Wesens des Keimbildung jener Alchimillen von der seinigen abweicht. Außerdem haben sich auch neue, wie wir scheint, nicht unwichtige Tatsachen aus meinen Untersuchungen ergeben.

---

1) Lunds Universitets Årsskrift, Bd. 36, Afdeln. 2, No. 7. Kongl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar, Bd. 11, No. 7, 1901.

Ein in seiner Art einziges Material an europäischen Eualchimillen stellte mir Herr Robert Buser, Konservator des de Candolleschen Herbars, zur Verfügung, wofür ich ihm den größten Dank schulde. Herr Buser hat sich um die Kenntnis der formenreichen Untergattung *Eualchimilla* ganz hervorragende Verdienste erworben. Die Ergebnisse seiner Beobachtungen stellte er seit 1891 in einer Reihe von Aufsätzen[1]) zusammen, zuletzt am eingehendsten in dem von Henri Jaccard veröffentlichten „Catalogue de la Flore Valaisanne"[2]). Herr R. Buser kultiviert die von ihm unterschiedenen Eualchimillen in seinem Garten, um sie auf die Konstanz ihrer Merkmale zu prüfen. Auf Grund seiner langjährigen Erfahrungen teilt er alle Eualchimillen in *Pentaphyllae, Alpinae* und *Vulgares* und die *Vulgares* in die Untergruppen *Pubescentes, Splendentes, Calicinae* und *Eu-Vulgares* ein. Aus allen diesen Sektionen sandte er mir lebende Stöcke mit Erdballen zu, die jetzt in unserm Garten gedeihen; außerdem erhielt ich von ihm zu wiederholten Malen abgeschnittene Blütenstände zahlreicher Eualchimillen in verschiedenem Entwicklungszustand; endlich hatte Herr Buser auch die Güte Material von zwei subnivalen Arten an deren natürlichem Standorte für mich in Alkohol-Essigsäure einzulegen.

Die Zahl der Arten, die ich dank dem Entgegenkommen des Herrn Buser schließlich untersuchen konnte, betrug über vierzig. Es handelte sich dabei um Arten, die nach der Jordanschen und H. de Vriesschen Auffassung als elementare Arten zu bezeichnen wären[3]). So kommt es, daß John Briquet, der die Eualchimillen für Emile Burnats Flore des Alpes maritimes bearbeitet hat[4]), und der den Begriff der Art in dem weiteren, abstrakten Linnéschen Sinne faßt, sie nur als Varietäten gelten läßt, so sehr er sich im übrigen auch an die Buserschen Unterscheidungen hält. Daher R. Buser für Wallis über fünfzig Arten aufzählt, während John Briquet für die Seealpen sie in fünf Arten vereinigt, die den Buserschen Sektionen entsprechen. Auch in der Synopsis der mitteleuropäischen Flora von Paul Ascherson und

1) Vollständig aufgezählt durch John Briquet in Emile Burnats Flore des Alpes maritimes, Bd. III, 1899, Anm. p. 128.

2) Neue Denkschriften der Allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften, Bd. XXXIV, 1895, p. 104.

3) Vgl. bei H. de Vries „Die Mutationstheorie" Bd. I, 1901, Mutabilität und Variabilität, p. 10 ff.

4) Bd. III, 1. Teil, 1899, p. 127.

Paul Graebner, die sich an Buser hält, bilden die Eualchimillen nur fünf Arten und werden in entsprechend viel Unterarten, Rassen und Abarten zerlegt[1]).

Mit welcher staunenswerten Sicherheit Herr Buser aber die von ihm unterschiedenen Arten wiedererkennt, davon war ich Zeuge auf einem Ausfluge, den ich mit Herrn Casimir de Candolle und ihm vor kurzem auf den Grand Salève bei Genf unternahm. Der 1304 m hohe Grand Salève bildet einen bevorzugten Standort für Eualchimillen. Er beherbergt nicht weniger als 31 Busersche Arten, davon 19 am Nordabhang und der oberen Weidefläche. Viele dieser Arten finden hier ihre nördliche Grenze. Sie wachsen vielfach untereinander, also unter genau den nämlichen Bedingungen, ohne ineinander überzugehen. Sie behalten ihre entscheidenden Merkmale auch unten im Buserschen Garten und nehmen nur einen bestimmten kulturellen Habitus dort an. Der nördlich von Genf gelegene, 1486 m hohe Bergrücken der Voirons hat nach R. Buser nur ungefähr 10 verschiedene Eualchimillen aufzuweisen.

Durch den von Murbeck erbrachten Nachweis, daß die Eualchimillen sich auf „parthenogenetischem" Wege fortpflanzen, gewann das Problem ihrer Formenmannigfaltigkeit ein erhöhtes Interesse.

Ich habe alle mir zugänglichen Eualchimillen auf das Verhalten ihres Pollens untersucht. Das Ergebnis war kurz dieses, daß, mit Ausnahme weniger subnivaler Arten, den europäischen Eualchimillen normaler Pollen abgeht. Die Höhe der Entwicklung, welche die Pollenkörner im Einzelfalle erreichen, ist übrigens verschieden, ja bis zu einem gewissen Grade sogar verschieden an Stöcken derselben Art. Selbst die am besten ausgebildeten Pollenkörner der von Murbeck[2]) untersuchten Arten waren weder in entsprechenden Medien noch auf zugehörigen Narben zur Schlauchbildung zu bewegen. Mir selbst ist völlig normaler, funktionsfähiger Pollen bei europäischen Eualchimillen nur für einige subnivale Arten, die Murbeck nicht untersucht hat, bekannt geworden.

Murbeck fand im Bereich der von ihm untersuchten Arten die größte Menge verhältnismäßig gut ausgebildeter Pollenkörner bei *A. speciosa* Bus. und *alpestris* Schmidt vor. Er stellte ander-

1) Bd. VI, 1902, p. 386 ff.

2) a. a. O., p. 1, 7.

seits fest, daß bei *A. alpina* L., bei *A. sericata* Reichb. und bei einer unter der Bezeichnung *A. hybrida* L. im Lunder botanischen Garten kultivierten Pflanze[1]) aus der Gruppe der *Pubescentes* nicht selten schon ein Teil der Urmutterzellen desorganisiert werde, während die übrigen Mutterzellen zur Tetradenbildung schreiten. Dieser Vorgang scheine eben ein besonders kritisches Stadium der Entwicklung darzustellen, denn er bleibe in irgend einer Weise unvollständig. Nur wenigen Pollenkörnern gelinge es sich aus ihrer Mutterzelle zu befreien, um aber nicht einmal das Stadium zu erreichen, wo die Trennung in eine generative und vegetative sich vollzieht. Dann werde ihr Protoplast desorganisiert und höre ihr Wachstum auf. Die größeren Zellen, die der Inhalt einer Anthere aufweist, sollen meist Pollenmutterzellen sein, die vor ihrem Absterben auf das Mehrfache ihrer ursprünglichen Größe heranwuchsen. Bei *A. speciosa* Bus. und *alpestris* Schmidt sah Murbeck hingegen Tetradenbildung fast in jeder Mutterzelle erfolgen. Der größte Teil der Pollen starb hierauf freilich, ohne sich zu teilen, ab, doch ein kleinerer Teil führte die Sonderung in eine generative und vegetative Zelle aus und einzelne Pollenkörner erreichten schließlich ein Aussehen, daß man sie für keimfähig halten konnte.

Desorganisierten, aus Pollenmutterzellen, unfertigen Pollenkörnern und aus körniger Zwischenmasse bestehenden Inhalt fand ich selbst in den Pollensäcken von *Alchimilla intermedia* Clairville (= *A. helvetica* Brügger), *Vetteri* Bus.[2]), *rigida* Bus.[3]), *splendens* Christ, *lineata* Bus. und *micans* Bus. vor. Ganz besonders frühzeitig sah ich die Antheren von *A. Lapeyrousii* Bus.[4]) schrumpfen, einer Art, die wie *A. intermedia*, *Vetteri* und *rigida* zu den *Pubescentes* gehört; anderseits bringt es die zu den *Alpinae* gehörende *A. Hoppeana* Rchb. und die nivale *A. glaberrima* Schmidt (*A. fissa* Günth. et Schummel), die zu den *Calicinae* zählt, bis zur Bildung ansehnlicherer Pollenkörner, die aber meist durch grumöse Massen verklebt sind und aus den Pollensäcken nicht befreit werden. Der letzten Art nähern sich in ihrem Verhalten *A. con-*

---

1) Diese *A. hybrida* hort. Lund. ist nach R. Buser wahrscheinlich identisch mit *A. rigida* Bus.

2) Der Mutterstock stammt vom Monte Bondone, oberhalb Bordighera.

3) Eine in Gärten kultivierte kaukasische Art; wahrscheinlich = *A. hybrida* hort. Lund.

4) Vom französischen Zentralplateau und den Pyrenäen.

juncta Babington, unter den *Alpinae*, und *A. acutiloba* Steven[1]), unter den *Calicinae*. Bei *A. flexicaulis* Bus. *(Calicinae)*, *A. straminea* Bus. *(Eu-Vulgares)* findet man unvollkommen ausgebildete Pollenkörner in körnigen Massen eingebettet. Nicht viel anders verhalten sich auch *A. fallax* Bus. *(Calicinae)*, *firma* Bus. *(Calicinae)* und *rubristipula* Bus. *(Eu-Vulgares)*, sowie *pubescens* Lam. *(Pubescentes)*. Bei der eben genannten *A. firma* Bus. waren die klein verbliebenen Pollenkörner meist noch in Tetraden vereint. Eine in unserm Garten kultivierte Art, die Herr R. Buser als *Alchimilla leptoclada* Bus. *(Alpinae)* zu bestimmen die Güte hatte, bringt es nur in einzelnen Antheren zur Ausbildung größerer, freiliegender Pollenkörner, die auch dann aber keinen normalen Inhalt führen. Noch weiter steht die Entwicklung in den meisten Antheren eines Stockes zurück, der in unserm Garten als *A. alpina* L. bezeichnet ist und nach R. Buser auch die echte *A. alpina* L. darstellt, die im borealen Europa die einzige Form der Gruppe der *Alpinae* darstellt. Dementsprechend war auch das Verhalten der von Murbeck unter demselben Namen behandelten Pflanze. Ein in unserm System bisher als *Alchimilla vulgaris* L. kultivierter Stock, der nach R. Buser *A. speciosa* Bus. ist, führt zwar regelrecht fast alle seine Tetradenteilungen aus, hat aber schließlich auch nur abnorme Pollen aufzuweisen.

Alle die genannten Eualchimillen führen somit übereinstimmend minderwertigen Pollen, wenn auch der Grad seiner Verbildung abgestuft ist. Daß aber Stöcke derselben Art in ihrem Verhalten bis zu einem gewissen Grade voneinander abweichen, darf um so weniger Wunder nehmen, als ja auch die Antheren verschiedener Blüten desselben Stockes, und gelegentlich selbst die Antheren derselben Blüte, ungleichen Inhalt zeigen können. Im Resultat ist das belanglos, da auch der anscheinend beste Pollen in allen diesen Fällen funktionslos bleibt.

Ich stellte mir des weiteren die Aufgabe, in solchen Pollenmutterzellen von Eualchimillen, welche ihre Reduktionsteilung vollziehen, die Einzelheiten dieses Vorgangs zu verfolgen und die Zahl der Doppelchromosomen festzustellen, die in die Erscheinung tritt. So nur meinte ich sichere Anknüpfungspunkte für die Beurteilung

---

1) Als Ursprung dieser Pflanze gibt Herr R. Buser das Grenzgebiet zwischen Rumänien und Siebenbürgen, den Berg Czaplia, an. Die hier sonst angeführten Arten aus den Schweizer Alpen.

der Teilungsbilder in dem Archespor[1]) der Samenanlagen zu gewinnen.

In das Studium der Pollenbildung bei den Eualchimillen sollte mich aber zunächst die Untersuchung der nämlichen Verhältnisse bei der zum Subgenus *Aphanes* gehörenden *A. arvensis* (L.) Scop. einführen, einer Art, von der durch Sv. Murbeck[2]) bereits bekannt ist, daß sie normalen Pollen bildet und durch diesen befruchtet wird. Ich stellte in dem primären Kern der Pollenmutterzellen von *A. arvensis* das Vorhandensein von 16 Doppelchromosomen fest. Die gleiche Zahl hatte bereits Murbeck[3]) hier gefunden, sich zugleich auf die Zahlenbestimmung der Chromosomen bei dieser Art beschränkt. Die Doppelchromosomen der *Alchimilla arvensis* sind zu klein, als daß sie den Gegenstand eines eingehenden Studiums der Reduktionsteilung bilden könnten, doch darauf kam es in diesem Falle auch nicht an; daher auch als erstes Bild unter meinen Figuren die Darstellung jenes Stadiums dienen mag, das die Doppelchromosomen bereits an der Kernwandung verteilt zeigt (Fig. 1, Taf. I). Bei starker Vergrößerung kann man da die zu Paaren vereinigten, in den einzelnen Paaren entweder gleichlaufenden, oder Ringe, Schleifen, Y- und X-förmige Figuren bildenden Fäden unterscheiden und die Zahl der Paare unschwer sicherstellen. Im darauffolgenden Stadium der heterotypischen Kernspindel[4]) stellen sich diese zweiwertigen Chromosomen

---

1) Ich habe gegen diese Bezeichnung seinerzeit Einwand erhoben, um den ganzen Nachdruck auf die Zellen zu legen, in welchen die Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt (Biol. Zentralbl. 1894, Bd. 14, p. 866). Diese Bezeichnung hat sich seitdem eingebürgert und nach der weiteren Motivierung, die sie durch Göbel (Organographie der Pflanzen 1898, p. 770) erfuhr, halte ich es nicht für angebracht, mich ihrem Gebrauch zu widersetzen.

2) a. a. O., p. 37.

3) a. a. O., p. 19.

4) Ich gebrauche, wie früher, so auch in dieser Arbeit die Bezeichnungen heterotypische Kernteilung und Reduktionsteilung, heterotypische Kernspindel und Reduktionsspindel als gleichbedeutend. Ich sehe mich veranlaßt, das hervorzuheben, weil Valentin Haecker (Heterotypische Teilung, Reduktion und andere zelltheoretische Begriffe, Zool. Anz., Bd. XXVIII, 1904, p. 39) neuerdings gegen Montgomery (Prof. Valentin Haeckers Critical Review on Bastardization and Formation of the sex Cells, Zool. Anz., Bd. XXVI, 1904, p. 632) geltend macht, diese Identifizierung wäre nicht zulässig. Es gäbe „heterotypische Teilungsformen mit typischen Chromosomenringen und Tonnenfiguren auch an solchen Stellen, an denen von einer Chromosomenreduktion keine Rede ist“. Dagegen möchte ich meinerseits bemerken, daß „typische Chromosomenringe und Tonnenfiguren“ durchaus nicht immer den Charakter jener Teilungsfigur bestimmen, die wir seit

als annähernd elliptische Gebilde dar (Fig. 2, Taf. I), und man kann sie wieder in der Polansicht, wenn auch nicht immer so sicher wie zuvor, abzählen (Fig. 4, Taf. I). Bei gleichmäßiger Verteilung dieser Elemente in der Kernplatte bekommt man ihrer vier bis fünf im optischen Längsschnitte zu sehen, während die in Vergleich gezogenen Kernspindeln benachbarter vegetativer Zellen, bei gleicher Ansicht, meist sechs bis sieben Chromosomen aufweisen (Fig. 6, Taf. I). Hieraus läßt sich in der Kernplatte der letztern auf eine größere Zahl von Chromosomen schließen, ihrer unter Umständen auch 32 in Polansichten unterscheiden. Die Elemente der vegetativen Kernspindeln sind kleiner als die der generativen, sie stellen gekrümmte Stäbchen dar, deren wahre Gestalt man übrigens nur annähernd sicherzustellen vermag.

Die Eualchimillen, die ich untersuchte, ergaben mir 32 zweiwertige Chromosomen in den Kernen der Pollenmutterzellen (Fig. 13, 14, Taf. I) und annähernd 64 einwertige Chromosomen in den vegetativen Zellen (Fig. 29*c*, Taf. II). Der optische Durchschnitt der Kernplatte, bei Längsansicht der Kernspindeln, wies dementprechend im Mittel sechs, beziehungsweise neun Elemente auf (Fig. 12, 14, 18*b*, Taf. I) Es sind das verhältnismäßig hohe Zahlen, denen bei den Dikotylen zu begegnen aber auf Grund bisheriger Erfahrungen nicht gerade überraschte. Der Unterschied der Chromosomenzahl gegen *A. arvensis* hat anderseits an sich auch nichts auffälliges. Hat doch auch O. Rosenberg[1]) für *Drosera rotundifolia* 10, für *D. longifolia* 20 Elemente in den generativen Kernen gezählt. Zuvor schon gab H. O. Juel[2]) für die vegetativen Kerne von *Antennaria dioica* etwa 24, von *A. alpina* ungefähr 40 Chromosomen an. Auch kann hier an *Ascaris megalocephala bivalens* und *univalens*, mit zwei bivalenten Chromosomen, beziehungsweise nur einem solchen Element, erinnert werden.

---

nunmehr sehr langen Jahren als die heterotypische im Pflanzenreich bezeichnen, daß es sich aber stets dabei um die Reduktionsteilung gehandelt hat. Daher es sich wohl empfehlen würde, auch weiterhin die Bezeichnung heterotypische Teilung in gleicher Bedeutung wie Reduktionsteilung zu brauchen, und für Teilungsbilder mit „Chromosomenringen und Tonnenfiguren", die keine Reduktionsteilungen sind, was mir aber überflüssig scheint, einen andern Namen zu bilden.

1) Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1903, p. 111).

2) Vgl. Untersuch. über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria* (K. Svenska Vet. Ak. Handlingar, Bd. XXXIII, 1900).

In allen Einzelheiten verfolgte ich sämtliche Teilungsstadien der Pollenmutterzellen bei der *Alchimilla speciosa* Bus., einer Pflanze, die wohl aus dem Orient stammt, jetzt viel in botanischen Gärten kultiviert wird, und von der ich über besonders reichliches Material verfügte. Dieselbe Pflanze wurde zu anderweitigen Untersuchungen auch von Murbeck verwendet. Für Teilungsstudien der Pollenmutterzellen anderer apogamer Arten dienten mir noch *A. splendens* Christ und die *A. leptoclada* Bus. aus unserer Alpenpartie, während auch noch andere Arten zum Vergleich herangezogen wurden.

Zunächst sei *Alchimilla speciosa* Bus. geschildert. Die Anlage des Archespors in ihren Antheren spielt sich in so übersichtlicher Weise ab, daß ich mir nicht versagen konnte, ein Bild des Vorganges unter meine Figuren aufzunehmen (Fig. 8. Taf. I). Die hypodermale Zellschicht teilt sich periklin und bildet so die primären Archesporzellen und die Schichtzellen. Erstere verdoppeln sich durch perikline Wände, um sofort oder nach nochmaliger Teilung die Pollenmutterzellen zu bilden. So auch treten perikline Wände in den Schichtzellen auf, um sie in drei Zellagen zu zerlegen, von denen die äußere bestimmt ist, die Faserschicht zu erzeugen, die nächst innere, zusammengedrückt zu werden, die innerste, Tapetenzellen zu bilden. Auch an den Seiten und der Innenfläche werden die Pollenmutterzellen von einer Tapete umhüllt, welche die angrenzenden Zellen liefern. Die Faserschicht bleibt übrigens nicht auf die Außenwände der Staubfächer beschränkt, sie setzt sich vielmehr in deren Umkreis fort, geht auf das Konnektiv über und springt auch in die Scheidewand vor, welche die beiden Fächer jeder Antherenhälfte trennt. In den Pollenmutterzellen stellt sich alsbald das Synapsisstadium (Fig. 9 und 10, Taf. I) ein, wobei auch die von mir vor kurzem geschilderten[1]) Gamosomenpaare unterscheidbar werden (Fig. 10, Taf. I). Auf jenem später folgenden Stadium, welches die Chromosomenpaare an der Kernwandung verteilt zeigt und für das ich die von V. Haecker vorgeschlagene Bezeichnung „Diakinese“ annehmen will[2]), läßt sich deren Zahl meist schon bestimmen (Fig. 11, Taf. I). Hierauf bildet sich die Kernspindel, und zwar mit annähernd sechs Elementen im optischen

---

1) Über Reduktionsteilung (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Bd. XVIII, 1904, p. 605).

2) Biolog. Zentralbl., Bd. XVII, 1897, p. 701, und Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre 1899, p. 101, 104.

Durchschnitt (Fig. 12, Taf. I), aus. Polansichten (Fig. 13, Taf. I) lassen mit voller Sicherheit die Zahl 32 für die Elemente dieser Kernplatte feststellen, und das gelingt auch bei den Kernplatten des zweiten Teilungsschrittes (Fig. 14, Taf. I). Auffällige Störungen in diesem Teilungsvorgange habe ich bei *Alchimilla speciosa* Bus. nicht oft gesehen. Meist gelingt es den jungen Pollenkörnern sich dann auch noch voneinander zu sondern, und sogar die Teilung in eine generative und eine vegetative Zelle auszuführen (Fig. 15, Taf. I). Ausnahmsweise fand ich bei dieser Art und auch anderen Arten die generative Zelle quergeteilt. In den darauffolgenden Stadien wuchsen die Pollenkörner nicht mehr normal, sie blieben klein und substanzarm. Einzelne schwollen auch wohl stärker an, doch ohne inhaltsreicher zu werden. — Mit wenigen Ausnahmen sah ich, wie schon erwähnt, in allen Antheren von *Alchimilla speciosa* die Vierteilung der Pollenmutterzellen sich vollziehen, wobei ich nicht den Eindruck hatte, daß dieser Vorgang auf besondere Schwierigkeiten stoße. Die Annahme von Murbeck, daß die Tetradenteilung ein kritisches Stadium der Entwicklung bei Alchimillen-Pollen bedeute, trifft demnach in so allgemeiner Fassung nicht zu. Nur ausnahmsweise war in der Tat schon eine Hemmung der Entwicklung mit Beginn der Tetradenbildung zu bemerken, die darin bestand, daß einzelne Mutterzellen noch die erste heterotypische Kernspindel führten, während andere schon in vier Zellen geteilt waren. Meist stellte sich die Schrumpfung einzelner Mutterzellen erst nach vollzogener Vierteilung ein, wobei ihr Inhalt stark lichtbrechend wurde. In seltenem Falle erfolgte eine solche Veränderung schon nach dem ersten Teilungsschritt. Das Synapsisstadium und die Reduktionsteilung, deren normale Abwicklung bei Bastarden auf besondere Schwierigkeiten zu stoßen pflegt[1]), vollzogen sich bei *Alchimilla speciosa* somit ohne sichtbare Störungen. Die Hemmungen setzten im allgemeinen erst später ein.

Bei *Alchimilla splendens* Christ blieben die Pollenkörner weiter als bei *A. speciosa* in ihrer Entwicklung zurück. Meist pflegten aber die Pollenmutterzellen sich in normaler Weise zu teilen. Es kam auch zur Trennung der Pollenkörner, doch blieben diese vorwiegend einkernig und klein. Nur einzelne von ihnen führten ihre Teilung noch aus, wuchsen auch weiter und lagen dann als größere Körner zwischen kleineren zerstreut. Nicht

---

1) Vgl. die Literatur in Reduktionsteilung, p. 607.

selten verband die Körner untereinander eine grumöse Masse, die aus der Wandsubstanz der Pollenmutterzellen und dem Plasma der Tapetenzellen entstanden war. Bei besonders frühzeitiger Desorganisation des Inhalts füllten körnige Massen allein das verschrumpfte Fach aus.

Ganz ähnliche Verhältnisse beobachtete ich an den Pollensäcken von *A. fallax* Bus. und *micans* Bus.

Besonders zeitig machten sich Störungen bei einer als *Alchimilla sericata* Rchb. (= *A. pubescens* Willd., „M. B." non Lam.) von Herrn Buser bestimmten, zu den *Pubescentes* gehörenden in unserm Garten kultivierten, exklusiv pontisch-kaukasischen Art geltend, deren Pollenmutterzellen vorwiegend schon vor der ersten Teilung zugrunde gingen. Sie konnten weiterhin größere, fast inhaltsleere, in körnige Substanzen eingebettete Blasen in den Fächern bilden.

In den Staubfächern von *Alchimilla leptoclada* Bus. waren Störungen der Entwicklung ebenfalls frühzeitig schon zu beobachten. Vielfach litten die Pollenmutterzellen bereits vor der Teilung. Andere traten in Teilung ein und konnten dann normale Teilungsbilder aufweisen, doch meist so, daß in demselben Fache sehr verschiedene Teilungsbilder sich vereinigt zeigten. Die Wandung desorganisierter Mutterzellen wird körnig und nimmt unter Umständen ein ähnliches Aussehen wie eine Pollenhaut an. Man glaubt daher auch wohl auf späteren Zuständen einzelne blasenförmig aufgetriebene Pollenkörner im Antherenfache zu sehen, während es nur so umhüllte Pollenmutterzellen sind. Hin und wieder schließt diese Hülle eine Tetrade ein und verrät damit deutlich ihren Ursprung.

Eine Überraschung war es mir, völlig normal ausgestalteten Pollen in den reifen Antheren von *Alchimilla pentaphylla* L. zu finden. Wie ich aus einem Briefe des Herrn R. Buser nachträglich erfuhr, wurde das Vorhandensein von solchem Pollen hier auch schon in Ascherson-Graebners Synopsis der Mitteleuropäischen Flora angegeben. Es heißt dort[1]: „*A. pentaphylla* hat gut entwickelten Pollen". Das Vorhandensein von normalem Pollen mußte die Frage anregen, ob nicht *Alchimilla pentaphylla* auch eine Ausnahme in betreff der „Parthenogenesis" unter den Eualchimillen bilde. Das ist wirklich der Fall. Damit mußte aber die

1) Paul Ascherson und Paul Graebner 1902, Bd. VI, p. 395.

Tatsache an Bedeutung gewinnen, daß diese Art abweichend von den „parthenogenetischen“ Eualchimillen isoliert im System dasteht, allein für sich in der Abteilung der *Pentaphyllae*. Herr R. Buser äußerte sich wie folgt in einem am 1. Juli d. J. an mich gerichteten Briefe: *A. pentaphylla* nimmt in der Gattung eine Sonderstellung ein. Sie ist systematisch für sich allein gleichwertig der ganzen, so zahlreichen Gruppe der *Alpinae* und der noch formenreicheren Gruppe der *Vulgares* . . . .“ Herr R. Buser ist der Ansicht, „daß man niemals, seiner Erfahrung und Überzeugung nach, von *A. pentaphylla* auch nur die geringste haltbare Varietät abspalten könne.“

Der Stock von *Alchimilla pentaphylla*, den mir Herr Buser aus dem Turiner botanischen Garten übermittelte, kam leider in unserem Garten nicht zur Blüte. Herr A. Buser bemerkte brieflich dazu am 1. Juli d. J., daß, während die Kultur fast aller Alchimillen, wenigstens der Eualchimillen, ungemein leicht ist, die der *pentaphylla* Schwierigkeiten bereite. Unter den gewöhnlichen Verhältnissen eingepflanzt und sich selbst überlassen, hält die Pflanze gewöhnlich nicht länger als einen Sommer aus. „Bei ihrem wenig tief gehenden Wurzelstocke und der raschen Bildung von Wurzeln an den Gelenken der blühenden Stengel erschöpft sich die Pflanze in den heißen Sommermonaten. Würde die Pflanze „sous couche froide“ gehalten, und in der Art und Weise kultiviert, wie es viele alpine Arten in Kew werden, so dürfte die Kultur von *pentaphylla* keine besonderen Schwierigkeiten mehr machen“ [1]). — So blieb ich, da unser Stock nicht blühen wollte, zunächst auf abgeschnittenes Material angewiesen, das mir Herr Buser in blühendem Zustande sandte. Das konnte er mir aber nur in spärlicher Menge beschaffen, so daß eine erschöpfende Untersuchung der Pflanze nicht möglich war. Sich teilende Pollenmutterzellen fand ich nicht vor und konnte nur indirekt schließen, daß auch dieser Art 32 bivalente Chromosomen zukommen. Das wurde durch spätere Untersuchungen vollauf bestätigt. Freilich nicht ohne wiederholtes Bemühen. *Pentaphylla*-Material, das Herr Buser mir im Juli von der Gemmi sandte, litt unterwegs von großer Hitze. Erst anderweitige Blütenstände, die Herr Buser

1) Die gleiche Erfahrung machte B. Stein „Beiträge zur Kultur der Alpenpflanzen“ in Regels Gartenflora, Bd. 35, 1886, p. 497: „Schlecht wächst“, so schreibt er, „eigentlich nur *A. pentaphylla*, die in der Ebene bei aller Fürsorge äußerst kurzlebig ist.“

Anfang August auf dem Mont-Fleuri, in der Nähe des Col des Annes oberhalb der Chartreuse du Reposoir, in Ober-Savoyen für mich sammelte, entsprachen allen berechtigten Wünschen. Wir hatten im hiesigen Institut die Erfahrung gemacht, daß für die Fixierung von Alchimillen Alkohol-Eisessig (aus drei Teilen absolutem Alkohol und einem Teil Eisessig) sich ebenso gut, wenn nicht besser, wie Chrom-Osmium-Essigsäure bewähre. Ich bat also Herrn Buser sich mit Alkohol-Eisessig auf seinem Ausfluge zu versehen, und in diesen legte er dann auch das gesammelte Material ein. Letzteres bot dann, in entsprechend jungen Blütenknospen, Teilungszustände der Pollenmutterzellen dar. Da sie mit den geschilderten von *Alchimilla speciosa* übereinstimmten, kann ich auf ihre Beschreibung verzichten. Ich verweise somit nur auf die Fig. 43, Taf. IV, welche die Diakinese des ersten Teilungsschrittes zeigt, und die Fig. 44, Taf. IV mit Reduktionsspindel. In Fig. 43, Taf. IV, sind soviel Doppelchromosomen eingetragen, als deren bei Einstellung auf die dem Beobachter zugekehrte Kernfläche und Tieferstellung bis zur Erreichung des optischen Durchschnitts sichtbar werden. Aus den so eingetragenen Elementen läßt sich auf die Gesamtzahl 32 schließen, ebenso aus der Zahl der Elemente, welche die Kernplatte im optischen Durchschnitt in Fig. 44, Taf. IV aufweist. Für Abzählung der Elemente in Polansichten der Kernplatte zeigte sich dieses Objekt wenig günstig, weil seine Elemente vielfach aneinander haften. Da ich meine Zählungen an solchen Kernplatten zunächst angestellt hatte, glaubte ich sogar eine Zeitlang, *A. pentaphylla* verhalte sich wie *A. arvensis*, führe somit nur 16 Chromosomen und weiche darin von den andern Eualchimillen ab. Das Auffinden der Diakinese mit ihren deutlich an der Kernwandung verteilten Chromosomenpaaren brachte hierauf die erwünschte Klärung. So typisch, ohne alle Störung, wie die erste Teilung der Pollenmutterzellen, spielt sich auch die zweite bei *A. pentaphylla* ab. Dann zeigen die Fächer Tetraden, weiter getrennte schon etwas längliche Pollenkörner in gleichmäßiger Ausbildung und deren Teilung. Im optischen Querschnitt der Kernspindel sind wiederum sechs bis sieben Elemente zu zählen. Der vegetative Kern des Pollenkorns ist größer als der generative und mit wesentlich größeren Kernkörperchen ausgestattet. Die Lage der generativen Zelle im Pollenkorn ist nicht fest bestimmt, doch pflegt sie sich meist an das eine Ende des ellipsoidischen Korns zu halten (Fig. 45, Taf. IV). Alle Körner nehmen auch weiterhin

gleichmäßig an Größe zu und füllen sich mit Inhalt. In der sich öffnenden Blüte stäuben die Antheren.

Die Feststellung des Vorhandenseins von gutem Pollen und von sonst normaler Geschlechtsausbildung bei *A. pentaphylla* mußte in mir den Wunsch erwecken, auch jene hochalpinen Arten zu untersuchen, die nach R. Buser Bastarde mit *A. pentaphylla* erzeugt haben. Anhaltende Forschungen bestimmten Herrn Buser, über seine Angaben in Henri Jaccards Catalogue de la Flore Valaisanne[1]) hinaus nicht weniger als fünf *Pentaphyllae* × *Alpinae* Bastarde nunmehr zu unterscheiden. Als solche führte mir Herr Buser jetzt an: 1. *A. cuneata* Gaud. = *pentaphylla* × .... Herkunft Aostatal, der zweite Elter unbekannt; 2. *A. gemmia* Bus. = *glacialis* Bus. × *pentaphylla*; 3. *A. trullata* Bus. = *gemmia* × *glacialis*; 4. *pentaphylloides* Bus. = *gemmia* × *pentaphylla*, Standort: mit den beiden vorigen: Gemmi; 5. *A. sabauda* Bus. = *gelida* Bus. × *pentaphylla*, Standort: Col des Encombres (Maurienne). Eine Sendung von Schnittpflanzen vom 4. Juli aus dem Garten des Herrn Buser enthielt die Arten *A. gelida* und *A. glacialis* in zweiter Blüte. Mit wahrer Freude konnte ich nunmehr feststellen, daß *A. gelida* ebenso guten Pollen wie *A. pentaphylla* führt, und daß einzelne ihrer Narben gekeimte Pollenkörner aufweisen (Fig. 52, Taf. IV). Damit gewannen die durch R. Buser aus der Morphologie und dem gemeinsamen Vorkommen gezogenen Schlüsse, daß gewisse Alchimillen Bastarde zwischen *A. gelida* und *pentaphylla* darstellen, auch eine mikroskopische Stütze. Die *A. glacialis* in zweiter Blüte schickte mir Herr Buser mit dem Bemerken, daß sie vergrünt sei. Die Pflanze hatte trotzdem in den Staubblättern verschiedener Blüten den größten Teil ihrer Pollenkörner normal ausgestaltet. Ihre Beteiligung an Bastardbildung erschien somit durchaus zulässig. Bei der Sendung befand sich auch die der *A. pentaphylla* ungemein ähnliche *A. cuneata* Gaudin = *pentaphylla* × ...., die trotz ihrer mutmaßlichen Bastardnatur über normalen Pollen verfügte, während *A. sabauda* Bus. = *gelida* × *pentaphylla* nur körnige Massen in ihren Antheren führte, es im besten Falle zur Ausbildung ganz unvollkommenen Blütenstaubes brachte. Dieser letzte Bastard hatte somit, wie so oft Bastarde, in seinem Sexualapparat gelitten. Aus der Untersuchung früherer Sendungen war mir bekannt, daß dieser Bastard zugleich apogam sei, ebenso wie

---

1) a. a. O., p. 108.

auch der abgeleitete Bastard *A. trullata* Bus. = *gemmia* × *glacialis*, bei dem ich zuvor schon schlechten Pollen und apogamisch erzeugte Keime vorgefunden hatte. Nur in ganz vereinzelten Fällen trat mir normal aussehender Pollen in den Blüten von *A. gemmia (glacialis* × *pentaphylla)* entgegen, während deren Samenanlagen stets überaus stark verbildet waren. Noch seltener waren annähernd normal gestaltete Pollenkörner bei dem abgeleiteten Bastard *A. pentaphylloides (gemmia* × *pentaphylla)* zu finden. Selbst so gestaltete Körner führten übrigens nur spärlichen Inhalt, so daß *A. pentaphylloides* Bus. als des normalen Pollens entbehrend gelten kann.

Der Umstand, daß jene Alchimillen, die sich als normal geschlechtlich erwiesen hatten, hochalpin waren, veranlaßte mich, Herrn Buser um die Zusendung anderer subnivaler Arten zu bitten. So erhielt ich von ihm *A. grossidens* Bus., aus der Gruppe der *Alpinae*, die zwischen 2100 und 2300 m sich hält, und die tatsächlich auch normal-sexuelle Verhältnisse aufwies. Ich konnte 32 Chromosomen in ihren Pollenmutterzellen zählen und die weitere ungestörte Entwicklung ihres Pollens bis zum Reifezustand verfolgen. Auch die Samenanlagen von *A. grossidens* waren auf Befruchtung eingerichtet. — Weder Pollen noch Samenanlagen verhielten sich hingegen normal bei *A. pallens* Bus., ungeachtet diese der *A. grossidens* sehr nahe steht, und R. Buser von *grossidens* berichtet, daß sie das genaue subnivale Korrelativ der *pallens* sei. Die *A. pallens* lebt in Höhen von 600 bis 2000 m. Ich fand in ihren Antherenfächern nur schlechten runden Pollen in körnigen Massen. Eine von Herrn Buser als exquisit hochalpine Pflanze mir bezeichnete Art, die *A. fissimima* Bus. hatte etwa ein Drittel guter Pollenkörner aufzuweisen. Das war für eine in die Gruppe der *Vulgares* gehörende Art immerhin schon viel. Im weiblichen Apparat erwies sich diese Pflanze aber apogam. Von den mit *A. pentaphylla* in der „Florula der Schneetälchen“ über 2000 m vertretenen zu den *Vulgares* gehörenden Arten, *A. semisecta* Bus., *A. frigens* Bus., *A. decumbens* Bus., die ich an Herbarexemplaren aus den Greyerzer Alpen (Freiburg) untersuchte, zeigte die erste nur schlechten, in körnige Massen eingehüllten Pollen; die zweite verhielt sich ähnlich wie *fissimima*, hatte unter gut aussehenden Körnern zahlreiche andere, wesentlich kleinere aufzuweisen, endlich solche, die völlig verbildet und durch körnige Massen verklebt waren; bei der dritten fand ich den Pollen annähernd ebenso wie bei *A. semi-*

secta ausgebildet. Keine Anthere dieser Exemplare hatte es bis zum Öffnen ihrer Staubfächer gebracht, wie denn auch sonst das Aufspringen der Antheren bei allen Alchimillen nur bei Vorhandensein von wirklich gutem Pollen erfolgt. Im Gegensatz zu der aus den Greyerzer Alpen stammenden *A. decumbens*, fand ich in einigen Blüten eines von Tavaneuse sur Abondance (Ober-Savoyen) stammenden Buserschen Herbarexemplars Antheren mit weit besserem Pollen vor, welche bewiesen, daß diese Art es unter Umständen bis zur Ausbildung normal aussehender Pollenkörner, wenn auch nur in vereinzelten Blüten, bringen kann. Auch von der bis zu 3150 m emporsteigenden, zu den *Calicinae* gehörenden *A. glaberrima* Schmidt, mit der in solchen Höhen nur noch die *A. pentaphylla* vergesellschaftet vorkommt[1]), mußte ich zuvor schon anführen, daß sie unvollkommen ausgebildeten Pollen führe. Ebenso fand ich nur schlechten Pollen bei der zu den *Alpinae* zählenden *A. subsericea* Reuter, die in Höhe von 1000 bis 2500 m lebt, und ganz schlechten bei der ihr sehr ähnlichen und unter gleichen Verhältnissen vorkommenden *A. jucunda* Bus.; während ich vorwiegend gut ausgebildeten Pollen in der ebenfalls mir als subnival von R. Buser empfohlenen anderen Art der *Alpinae*, *A. aquilejensis* Bus., nachweisen konnte. Andere derselben Sendung beigefügte *Alpinae*-Arten: *A. septenata* Bus., *A. atrovirens* Bus., sowie die schon einmal erwähnte *Hoppeana* Rchb. wiesen nur Pollenkörner in verschiedenem Grade der Verbildung auf.

Nicht alle subnivalen Arten, nicht einmal jene aus der Gruppe der *Alpinae*, vermochten sich somit vor einem geschlechtlichen Rückschritt zu bewahren. Trotzdem ist nicht zu verkennen, daß die Bedingungen der hohen Standorte dessen Rückgang aufhielten. Dafür sprechen ja auch jene *Vulgares*, Vertreter der formenreichsten Gruppe der Eualchimillen, deren Pollen erst wenig verbildet erscheint.

Von nicht geringem theoretischen Interesse erschien es mir, auch zu prüfen, wie sich die amerikanischen und afrikanischen Alchimillen in sexueller Beziehung verhalten. Da blieb ich freilich auf Herbarmaterial angewiesen, so daß meine Untersuchungen sich auf eine Orientierung über den Zustand des Pollens, allenfalls auch des Verhaltens der Narben beschränken mußten. Mein Kollege Adolf Engler hatte die Güte aus dem Berliner Herbar Exem-

---

1) R. Buser, in Jaccards Catalogue de la Flore Valaisanne, p. 116.

plare von mittel- und südamerikanischen Alchimillen, die ihm für diese Untersuchung geeignet schienen, auszuwählen und mir zuzusenden. Ich ließ einige Blütenknospen von jeder Art über Nacht in Ammoniak aufweichen und befreite dann unter dem einfachen Mikroskop den Pollen aus ihren Antheren. Dieser Pollen schien bei allen so untersuchten Arten normal ausgebildet zu sein. Ich muß daraus wohl schließen, daß die amerikanischen Alchimillen fortfahren, sich auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen. Es lagen mir vor: *Alchimilla sibbaldiaefolia* H. B. Kth., San Luis Potosi, Mexiko, leg. J. G. Schaffner, 1879, *A. venusta* Schlcht, leg. Schiede, Jalapa, Mexiko. Beide Pflanzen erinnern in ihrem Habitus an unsere *Alpinae*. Dann *Alchimilla rupestris* H. B. Kth., Pichincha at 1400 feet of elevation, leg. Jameson, eine kleinblättrige dem Boden angedrückte Art mit kurz gedrängten Blütenständen in den Blattachseln. Weiter eine feinspaltige *Al. hirsuta* H. B. Kth var. *alpestris* Schlcht., Sierra de San Felipo 10000 feet 1894, C. G. Pringle, Plantae Mexicanae. Endlich *Alchimilla pinnata* R. P., Argentina, Cienega 1874, leg. P. G. Lorentz et G. Hieronymus.

Auf die Sendung der amerikanischen Alchimillen folgte aus dem Berliner Museum alsbald jene der afrikanischen, zum Teil solcher, die A. Engler selbst auf seiner im Jahre 1902 durch Afrika unternommenen Reise gesammelt hatte. Das waren: *Alchimilla Volkensii* Eng., A. Engler, Reise nach Süd- und Ostafrika, Kilimandscharo, Höhenwald 2600 bis 2900 m, 19. und 20. Oktober 1902; *A. Fischeri* Engl. Ostafrika, Abori, April 1886, leg. Fischer; *A. pedata* Hochst., var. *gracilipes* Engl. Ostafrika, Abori, April 1886, leg. Fischer. *A. Ellenbeckiana* Engl., steht der *pedata* nahe, leg. Ellenbeck 21. Oktober 1901; *A. cryptantha* Steud. Hedscha 4. Oktober 1862, Abyssinia, Schimper; *A. Holstëi* Engl., leg. A. Engler 1902, West-Usambara, Hochweiden bei Albalu 1500 bis 1700 m; *A. Johnstonii* Oliv., leg. G. Volkens, Kilimandscharo, in der Johannesschlucht, 3300 m, 7. Dezember 1893, *A. cinerea* Engl., leg. A. Engler, Kilimandscharo, Höhenwald 2600 bis 2900 m; *A. uluguruensis* Engl., leg. W. Goetze Uluguru-Berge, Hochmoos, über Gräser kletternd, 29. November 1898; *A. argyrophylla* Oliv., leg. G. Volkens, am Mawenzi 2800 m, kleiner, höchstens $^1/_2$ m hoher Strauch, 12. November 1893. — Auch bei allen diesen Arten fand ich völlig normalen Pollen, und gelang es mir außerdem gekeimten Pollen auf den Narben von *A. cryptantha*, von *A. Holstëi* und von *A. argyrophylla* aufzufinden. In der

Tracht erinnerte die *A. pedata*, *A. Fischeri*, *A. Volkensii*, *A. cryptantha* und *Holstëi* an unsere Eualchimillen, die andere mehr oder weniger strauchartige Form zeigte fremdartigen Habitus.

Schließlich hatte Prof. H. Schinz in Zürich die Güte mir eine Anzahl getrockneter südafrikanischer Alchimillen für die Untersuchung anzuvertrauen. Diese Alchimillen hatte R. Buser zuvor verglichen, und den Eindruck dabei gewonnen, daß sie ziemlich polymorph seien. Dadurch gewann ihre Prüfung für mich an Bedeutung. Es lagen mir vor: *A. capensis* Thunb. *typica*, vom Tafelberg; *A. elongata* E. et Z., vom Boschberg; *A. elongata Tysoniana* Bus. Griqualand; *A. Madagascariensis* O. Hoffm., Aukafina, Zentral-Madagascar; *A. flagellaris* Bus., Weenen County, Natal; *A. Woodii* O. Kunze (?), Drakensberg, Natal und *A. serieo-villosa* Bus., Grahamstown, Natal. Für *A. filiformis*, *A. Capensis*, *A. elongata*, *A. Madagascariensis*, *A. Woodii*, *A. sericeo-villosa* ergab die mikroskopische Untersuchung guten Pollen, außerdem gelang es bei *A. filiformis*, *A. Capensis*, *A. Madagascariensis* an den Narben haftenden Pollen aufzufinden. Der Entwicklungszustand von *A. flagellaris* und von *A. elongata Tysoniana* war für die Sicherstellung des Verhaltens nicht geeignet; nach Analogie läßt sich schließen, daß sonst das Ergebnis hier auch positiv ausgefallen wäre. Denn der normale Pollen der sonstigen südafrikanischen Arten, die an ihren Narben haftenden Pollenkörner, zeugen dafür, daß deren ursprüngliche sexuelle Verhältnisse noch fortbestehen.

A. Engler schrieb mir in bezug auf die afrikanischen Alchimillen, die er mir zur Verfügung stellte: „Alle Arten, die ich Ihnen übersandte, sind lokal getrennt und kommen in sehr verschiedenen Regionen vor.“ A. Engler verwies mich zugleich auf die Anmerkung, die er seiner Zusammenstellung der Alchimillen der Hochgebirgsflora des tropischen Afrika beigefügt hatte[1]). Er hebt in dieser hervor, daß die von ihm aufgezählten afrikanischen, sämtlich in Gebirgen vorkommenden Arten von *Alchimilla* in verwandtschaftlicher Beziehung zu den Arten Europas und Asiens stehen. An die in Europa verbreitete und sehr formenreiche *A. vulgaris* L. schließe sich nur eine afrikanische Art an, nämlich *A. Fischeri* Engl. In seinem Briefe fügt A. Engler hinzu, daß er *Alchimilla* für einen sehr alten Rosaceen-Typus halte, der in Afrika in der subalpinen und alpinen Region sich ähnlich verhalte, wie bei uns

1) Abhandl. d. Akademie d. Wiss. zu Berlin 1891, p. 237.

in den Alpen, wo ja auch mehrere Arten nach Formationen und Regionen gesondert sind.“

Die Entstehung der Samenanlage apogamer Eualchimillen hat Murbeck eingehend geschildert[1]). Ihr Nucellus weist zunächst eine einschichtige Epidermis auf. Die hypodermale Schicht unter dieser Epidermis teilt sich periklin so wie in jungen Antheren und liefert das Archespor und die Schichtzellen (Fig. 16, 17, Taf. I). Die Ähnlichkeit mit der Pollensackanlage (Fig. 8, Taf. I) wird besonders auffällig, wenn die Zahl der hypodermalen Zellen, welche in diese Teilung eintreten, eine größere ist. Ihre gemeinsame Einfügung finden die Archesporzellen an den Basalzellen[2]). Alsbald stellen sich im Nucellus, im Gegensatz zu den Pollensäcken, perikline Teilungen der Epidermiszellen ein (Fig. 16, 19*a*, Taf. I; Fig. 28, Taf. II), die am Scheitel besonders ausgiebig erfolgen und eine mehrschichtige Kappe, nach Art einer Wurzelhaube, dort schaffen. Die Schichtzellen bleiben zunächst einfach oder verdoppeln sich nur einzeln durch perikline, auch wohl antikline Wände. Zu gleicher Zeit führen eine Anzahl Archesporzellen Querteilungen aus (Fig. 16, 17, Taf. I; Fig. 29a, Taf. II), wie solche auch in dem Archespor der Pollensäcke erfolgen können. Kernspindeln, die man hierbei antrifft (Fig. 18a und b, Taf. I), weisen die vegetative Zahl der Chromosomen auf. Das glaubte auch schon Murbeck annehmen zu können[3]), wozu aber freilich noch die Anknüpfungspunkte fehlten. Denn Murbeck war als Reduktionszahl nur die Zahl 16 der Pollenmutterzellen von *Alchimilla arvensis* bekannt, während diese Zahl, wie wir sahen, bei den Eualchimillen 32 beträgt. Wenn also Murbeck angibt, daß er bei diesen Teilungen die Zahl der Chromosomen in keinem Falle auf weniger als 32 schätzen konnte, so beweist das noch nicht, daß keine Reduktion der Zahl vorlag, da die Nichtreduktion tatsächlich die Zahl 64 verlangte. Somit fällt in der Murbeckschen Beobachtung nur ins Gewicht, daß er bei diesen Teilungen nicht jene Stuktureigentümlichkeiten sah, welche die „heterotypische Kernteilung zu begleiten pflegen“. Tatsächlich sind es gegen 60 Chromosomen, welche die Zählungen der Chromosomen bei diesen Teilungen ergeben, neun

1) a. a. O., p. 7 ff. Um nicht alle von ihm bereits sichergestellten Einzelheiten hier wiederholen zu müssen, verweise ich auf seine Arbeit.

2) So von Murbeck benannt a. a. O., p. 8.

3) a. a. O., p. 19.

Chromosomen im optischen Querschnitt der Kernplatten, ebenso wie in den benachbarten Geweben. Von den rasch sich einstellenden Teilungen bleibt eine, für gewöhnlich zentral gelegene Archesporzelle, oder einige solche Zellen ausgeschlossen (Fig. 16—21, Taf. I; Fig. 28, 29, Taf. II; Fig. 48, Taf. IV), und diese zeigen demgemäß eine bedeutendere Höhe als ihre aus der Teilung hervorgegangenen Nachbarinnen. Der Kern der ungeteilten Archesporzellen vergrößert sich nicht unbedeutend und tritt alsbald in das Synapsis-Stadium ein. Denn das Bild, welches er jetzt darbietet, entspricht genau jenem in den Pollenmutterzellen. Es weist denselben kontrahierten Knäuel mit anliegendem Nucleolus auf und läßt unter Umständen auch Gamozentren erkennen, in welchen sich die chromatischen Elemente sammeln. Auf solchem Zustande verharren diese Kerne lange Zeit, und so kommt es, daß man sie immer wieder in den Präparaten antrifft (Fig. 16—20, Taf. I; Fig. 28, Taf. II). Inzwischen wächst der Nucellus und streckt sich in die Länge, wobei jene ungeteilt gebliebenen Archesporzellen seinem Wachstum folgen müssen (Fig. 16—21, Taf. I). Ihr Inhalt wird auf einen größeren Zellraum verteilt und erscheint dementsprechend spärlicher. Murbeck ist der Ansicht, daß diese Archesporzellen sich auch weiterhin nicht teilen, vielmehr absterben, „nachdem sie zuvor allmählich durch die umgebenden sporogenen Gewebselemente von den Seiten zusammengepreßt worden" sind[1]). Auch die Annahme weist Murbeck zurück, daß es sich in dem synapsisartigen Zustand ihres Kerns um die Vorbereitung zu einer heterotypischen Teilung handeln könne, „weil auch noch andere Elemente des sporogenen Gewebes — sogar unzweifelhafte Deckzellen ganz dieselben Bilder zeigen." Für Murbeck sind die erwähnten Strukturverhältnisse ein Todeszeichen. Er faßt das Ergebnis, zu dem er gelangte, in die Worte zusammen: „daß die große, axil gelegene Embryosackmutterzelle, die ungeteilt bleibt, sich nie zum Embryosack entwickelt, sondern abstirbt und verdrängt wird"[2]).

Für diese Murbecksche Behauptung fehlt es an einem entscheidenden Beleg in seinen Figuren, und das war es, was mir zu allererst auffiel und mich zu einer erneuten Untersuchung der Alchimillen anregte. Meine Mutmaßung, daß in den bedachten Archesporzellen die Teilung, wie so oft in Embryosackmutterzellen,

1) a. a. O., p. 14, 15.
2) a. a. O., p. 15.

nur verzögert werde, um sich dann heterotypisch abzuspielen, fand aber auch nicht ihre Bestätigung.

Für Murbeck sind die in frühzeitige Teilung eintretenden Archesporzellen ebenfalls Embryosackmutterzellen. Denn er bezeichnet sie als solche, obgleich er selbst erklärt, daß sie sich auf rein vegetativem Wege vermehren. Murbeck will des weiteren den Teilungsvorgang dieser Zellen als Tetradenbildung, die Produkte der Teilung als Makrosporen aufgefaßt sehen, was wiederum schlecht zu deren vegetativer Entstehung paßt. Bei der Tetradenbildung handelt es sich um einen generativen Vorgang, während dieser hier sich als vegetativer zu erkennen gibt; die Tetradenbildung leitet eine neue Generation ein, während hier eine vegetative Vermehrung von Zellen des mütterlichen Organismus vorliegt. Mit Recht vergleicht Murbeck zunächst das Bild, welches die Nucellaranlage der Alchimillen darbietet, mit jenem, das seit langer Zeit durch mich für *Rosa livida* bekannt ist[1]). Auch bei *Rosa*, und wie seitdem besonders durch F. Péchoutre[2]) nachgewiesen wurde, allen andern Rosifloren, wird eine Mehrzahl von Archesporzellen angelegt, allein nur jenen dieser Zellen darf der Wert von Sporenmutterzellen zugesprochen werden, die sich heterotypisch teilen. Denselben Standpunkt hält man doch auch gegenüber den sich teilenden Archesporzellen des Pollensackes ein.

Es steht also zunächst fest, daß man nicht diejenigen Archesporzellen von *Alchimilla*, welche sofort in Teilung eintreten und auf vegetativem Wege in eine Längsreihe von drei bis vier Zellen zerlegt werden, als Sporenmutterzellen ansehen darf. Anders jene in Einzahl oder Mehrzahl vertretenen Zellen, welche die Teilung zunächst aussetzen und in ihrem Kern die Vorgänge einleiten, die zu einer heterotypischen Teilung sonst zu führen pflegen. Auf diesem Stadium weisen sie sich tatsächlich als Embryosackmutterzellen aus.

Die Durchführung der beabsichtigten generativen Teilung stößt bei ihnen aber augenscheinlich auf Hindernisse, so daß die Dauer der Synapsis sich über die Maßen ausdehnt. Immer und immer wieder bekommt man dasselbe synaptische Bild zu sehen, ungeachtet die Entwicklung des Nucellus im ganzen fortschreitet. Schließlich teilen sich diese harrenden Zellen aber doch und zwar

1) Die Angiospermen und die Gymnospermen, 1879, p. 14, Taf. IV.

2) Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées (Ann. d. sc. nat. Bot., VIII. sér., Bd. XVI, 1902, p. 1).

dann so rasch, daß es die größte Mühe kostet, Teilungsbilder in ihnen zu fixieren. Ich habe ganz unglaubliche Mengen von Schnittserien durchstudieren müssen, bevor ich zu einem abschließenden Ergebnis der Untersuchung kam. Freilich ist dabei nicht zu vergessen, daß jede Schnittserie nur eine einzige Samenanlage in sich faßt, somit auch nur eine einzige Chance bietet, dem erwünschten Zustande zu begegnen. Dazu kommt, daß bei den meisten Arten der Eualchimillen gegen ein Drittel der Präparate verbildete oder verkümmerte Samenanlagen führt.

Ist nun, und darauf kommt jetzt alles an, die Teilung, in welche die in Betracht kommenden Zellen schließlich eintreten, eine typische oder eine heterotypische? — Sie ist, um gleich die Antwort auf diese Frage zu erteilen, eine typische und damit auch der ganze Vorgang vegetativer Art. Die mit einer generativen Tendenz ausgestatteten Zellen büßen somit diese Neigung in der Folge ein.

Bei der geringen Größe der Chromosomen, wie sie selbst auch die heterotypische Teilung in den Pollenmutterzellen hier darbot, und bei der hohen Zahl dieser Chromosomen, mußte die Entscheidung über den Teilungsmodus unter allen Umständen nicht ganz leicht fallen. Das addierte sich zu den anderen Schwierigkeiten und verlangte eine weitere Häufung des Untersuchungsmaterials. Man mußte so gut fixierte und günstig orientierte Kernspindeln auffinden, daß an ihnen zum mindesten über die Zahl der Chromosomen, die der optische Durschnitt bietet, kein Zweifel bestehen blieb. Um Täuschungen zu entgehen, galt es außerdem, alle Prophasen der Kernspindelbildung zusammenzubringen und besonders festzustellen, ob jener für heterotypische Kernteilung charakteristische Entwicklungszustand zur Ausbildung kommt, der die getrennten Chromosomenpaare an der Kernwandung verteilt zeigt und für den ich zuvor schon (p. 95) den Haeckerschen Ausdruck Diakinese adoptierte. War uns doch auch bei diesen Alchimillen jener Zustand typisch ausgestaltet in den Pollenmutterzellen entgegengetreten.

Das Ergebnis dieser Untersuchung war, daß nach langem Harren der synaptisch kontrahierte Kernfaden der mit der Tendenz von Embryosackmutterzellen ausgestatteten, zur heterotypischen Teilung sich anschickenden Zellen zu einem vegetativen Fadenknäuel sich ausspinnt (Fig. 21*a* u. *b*, Taf. I; u. 29*a* u. *b*, Taf. II). Dieser Knäuel zerfällt in einwertige Chromosomen, die keine Paarlinge bilden, sich nicht gesondert an der Kernwandung verteilen,

vielmehr direkt in die Bildung der Kernplatte eintreten. Und so zeigt denn auch der optische Durchschnitt der Kernplatte (Fig. 22*a* u. *b*, Taf. II nicht die reduzierte, sondern die vegetative Zahl der Elemente, nicht etwa sechs, sondern gegen neun Chromosomen.

Diese Zahl ist demgemäß auch in den Teilungsbildern der erzeugten Tochterzellen (Fig 23 *a* u. *b*, Taf. II; Fig. 30*a* u. *b*, Taf. III) nachzuweisen und weiter im Innern der Embryosackanlage (Fig. 34*a* u. *b*, Taf. III), wo es unter Umständen auch gelingt, eine Kernplatte in der Polansicht zu schauen und die volle Zahl der Chromosomen mit Sicherheit oder mit Wahrscheinlichkeit abzuzählen.

Die Anlagen der Embryosackmutterzellen kehren somit bei den apogamischen Eualchimillen vor ihrer Teilung in den vegetativen Zustand zurück. Augenscheinlich kämpfen beide Entwicklungstendenzen gegeneinander zunächst an und es dauert eine geraume Zeit, bis die vegetative Richtung den Sieg davonträgt.

Ist dies aber geschehen, so werden die Teilungsvorgänge nur um so rascher nacheinander vollzogen, und da mit diesen Teilungen auch eine Zunahme des Inhalts in den entstandenen Zellen verbunden ist, so hört alsbald die Möglichkeit auf, sie von den zuvor erzeugten zu unterscheiden.

In den meisten Samenanlagen war nur eine Archesporzelle mit der Neigung, Embryosackmutterzelle zu werden, ausgestattet; in andern sah man zwei, in noch anderen selbst drei oder vier solcher Zellen. Nicht alle diese Zellen, falls in Mehrzahl vorhanden, brauchen in Teilung einzutreten, beziehungsweise sich gleichzeitig zu teilen. Ungeteilt gebliebene Zellen dieser Art sind aber nicht häufig.

Die Zahl der Enkelzellen, die von jeder dieser Archesporzellen geliefert wird, ist Schwankungen unterworfen. Vielfach folgt nach der ersten Querteilung nur eine solche in der unteren Zelle, so daß drei Zellen in einer Längsreihe liegen. Oder es teilen sich beide Tochterzellen und liefern vier Enkelzellen. Auch fünf und sechs Zellen habe ich in derselben Reihe gezählt. Es hängt das von der Intensität des Längenwachstums ab, welche der ganze Nucellus aufweist, und von der größeren oder geringeren Ausgiebigkeit gleichzeitiger Querteilungen in den Deckzellen und Basalzellen. Nicht immer vermag man übrigens die Deckzellen gegen die Teilungsprodukte des Archespors scharf abzugrenzen; doch unterstützt diese Unterscheidung der meist dichtere Inhalt der Teilungsprodukte des Archespors und die bedeutendere Größe seiner Nu-

kleolen. Die obere Grenze der Basalzellen erkennt man an der Änderung im Verlauf der Längswände. Auch sind die Basalzellen flacher; freilich nicht immer deren oberste Vertreter, die sich oft in Richtung der in der Teilung zurückgebliebenen Archesporzellen gestreckt haben. Derartige Basalzellen führen meist dichten Inhalt und große Nukleolen und stimmen darin mit den Teilungsprodukten des Archespors ebenfalls überein. Ähnlich erscheinen auch die seitlich gelegenen Zellen des Archespors mit Inhalt stark angefüllt. Diese teilten sich weniger in die Quere, öfters schräg oder annähernd der Länge nach und umhüllen als flache Tapetenschicht die inneren Gewebe des Archespors. Aus dem reichen Inhalt dieser Gewebe läßt sich auf eine kräftige Ernährung der Samenanlage schließen, die zu den Ursachen gehören mag, welche die Apogamie auslösen. Durch besonders große Kernkörperchen pflegte sich das archesporiale Gewebe bei der *Alchimilla leptoclada* Bus. unseres Gartens auszuzeichnen. Die von Murbeck[1]) untersuchte *A. alpina* L. dürfte ihr in dieser Beziehung aber gleichkommen.

Murbeck glaubte die synaptischen Kernzustände, die ihm im Archespor der apogamen Eualchimillen entgegentraten, als Todeszeichen deuten zu müssen. Bestimmend war für ihn der Umstand, daß selbst Kerne unzweifelhafter Deckzellen solche Bilder gelegentlich aufweisen. Ich habe sie dort ebenfalls beobachtet (Figur 29*a*, Tafel II) und nicht minder auch in den Teilungsprodukten von Archesporzellen (Figur 21*a*, Tafel I), auch solcher, die zuvor synaptische Prophasen zeigten (Figur 24, Tafel II). Nicht selten konnten zwei Zellen derselben Zellreihe die gleiche Erscheinung aufweisen. Doch das alles waren nicht Zellen, welche sich zum Absterben anschickten, vielmehr solche, deren Kern in die Prophase einer neuen Teilung eintrat. Zeichen beginnenden Absterbens pflegten sich ganz anders an den Zellen des Archespors zu kennzeichnen. Ihr Protoplast schrumpfte zusammen, ihr Kern und dann auch ihr Cytoplasma wurden stärker lichtbrechend, und schließlich annähernd homogen (Fig. 25, 26, Taf. II; Fig. 33, Taf. III). Jene Kerne von Archesporzellen aber, welche ihre Prophasen mit einem synaptischen Zustand einleiten, um weiterhin sich trotzdem vegetativ zu teilen, stehen hier augenscheinlich unter dem Einfluß eines anhaltenden Reizes, der bei dem Unterbleiben der heterotypischen Teilung seine Auslösung nicht fand und sich

1) a. a. O., die Bilder auf Taf. II.

somit nicht erschöpfen konnte. Übrigens sah ich ausnahmsweise synaptische Bilder auch bei *Rubus* und *Rosa* in solchen Zellen des Archespors, in welche sie nicht hineingehörten, was, wie ich vermuten möchte, dadurch bedingt wird, daß dort eine größere Zahl von Archesporzellen angelegt wird, während meist nur eine heterotypisch sich teilt und damit den vorhandenen Entwicklungsreiz nicht immer erschöpfend auslöst. Schließlich sei ergänzend auch noch hinzugefügt, daß es Fälle gibt, wo ebenfalls regelmäßig eine Zusammenziehung des Kerngerüstes sich in der Prophase einer bestimmten Teilung einstellt, ohne daß diese zu einem heterotypischen Abschluß führt. So ist es nach den Abbildungen von W. A. Murill[1]) zu schließen in dem Kern der Zentralzelle des Archegoniums von *Tsuga canadensis* bei Anlage der Kanalzelle, so auch nach den Abbildungen und der Schilderung von K. Miyake bei *Picea excelsa*[2]) und bei *Abies balsamea*[3]).

Für gewöhnlich ist es die unterste Zelle der zentralen Reihe, die bei den apogamen Eualchimillen zum Embryosack auswächst (Fig. 25, Taf. II, Fig. 32, Taf. III). Es kann aber auch die nächst höhere Zelle sein, nur ausnahmsweise eine noch höher gelegene. Der Regel nach tritt nur eine einzige Zelle in diese Entwicklung ein, doch sind die Fälle nicht selten, wo es zwei Zellen tun (Fig. 26, Taf. II), während noch höhere Zahlen zu ungewohnten Ausnahmen gehören. Von einer Zelle der zentralen Reihe, die zum Embryosack heranwächst, läßt sich meist ganz sicher behaupten, daß sie einer Archesporzelle entstammt, die ein Synapsisstadium durchmachte. Auch bei Zellen nicht zentraler Reihen ist ein ähnlicher Ursprung möglich, da man zuvor häufig bei einer Mehrzahl von Archesporzellen das synaptische Stadium beobachten konnte. Übrigens mag nicht ausgeschlossen erscheinen, daß auch Zellen andern Ursprungs in die gleiche Entwicklung eintreten, da sie doch nicht als prinzipiell verschieden von jenen, die aus späteren Teilungen hervorgingen, gelten können. Die zur Anlage eines Embryosacks sich anschickenden Zellen füllen sich besonders dicht mit Protoplasma an, vergrößern Kern und Kernkörperchen, werden ellipsoidisch und lassen sich alsbald nicht mehr mit Sicherheit auf eine bestimmte Zellreihe der Samenanlage zurückführen. Ja, manchmal möchte man, infolge von Verschiebungen in der ursprünglichen Anordnung,

---

1) Annals of Botany, Vol. XIV, 1900, Taf. XXXI, Fig. 13, 14.

2) Annals of Botany, Vol. XVII, 1903, Taf. XVII, Fig. 37, 38 und p. 359.

3) Beihefte z. botan. Centralbl., Bd. XIV, 1903, Taf. VI, Fig. 7, p. 135.

meinen, daß sie ihren Ursprung aus einer Basalzelle der Anlage nahmen, was jedoch recht unwahrscheinlich ist und niemals unzweideutig festzustellen war.

Sehen wir von den Abweichungen ab, die sich in der weiteren Entwicklung des Embryosacks oft einstellen, und die **Murbeck** eingehend behandelt hat[1]), so finden wir, daß in der Mehrzahl aller Fälle der Embryosack sich so verhält, als wenn er auf generativem Wege erzeugt worden wäre. Allem Anschein nach sind die Entwicklungsvorgänge, die über Teilungsfolge und Anordnung der erzeugten Kerngenerationen in ihm bestimmen, von besonderen Einflüssen beherrscht. Daß dem so sei, dürften wir eigentlich schon aus andern uns bekannten Fällen folgern, so dem viel untersuchten Falle von *Lilium*, wo die Embryosackmutterzelle auf dem Wege verkürzter Entwicklung direkt zur Embryosackanlage auswächst, die heterotypische Teilung und die ihr folgenden homöotypischen Teilungen in den Embryosack selbst somit verlegt werden, die für diesen gültige Anordnung der Teilungsprodukte sich dadurch aber nicht verändert zeigt. Der bestimmende Einfluß des Ortes macht sich in diesem Falle ebenso geltend wie etwa bei der Formung jener Adventivkeime, die, trotzdem sie nucellaren Ursprungs sind, die Gestalt von Embryonen erhalten, da sie im Innern des Embryosacks sich befinden.

So sehen wir denn auch in der Embryosackanlage von Eualchimillen, während diese an Größe zunimmt und die über ihr und neben ihr befindlichen Zellen verdrängt, den Mutterkern sich in zwei Tochterkerne teilen (Fig. 34*a*, Taf. III), diese in den beiden Enden der Anlage die Teilungen zweimal wiederholen, und die gewohnten Zellkomplexe dort erzeugen. — Vom Nucellus bleiben über dem fertigen Embryosack nur einige der äußersten Schichten der aus der Epidermis hervorgegangenen Kappe bestehen.

An den Teilungsbildern im Embryosack konnte ich, wie ich zuvor schon erwähnte, mehrfache Zählungen der Chromosomen vornehmen und mich von ihrer nichtreduzierten Anzahl überzeugen (Fig. 34, 41, Taf. III).

Wenn das Ei im Eiapparat fertiggestellt ist, verfügt es hier somit über eine vegetative Zahl von Chromosomen.

Damit steht aber auch fest, daß, wenn dieses Ei sich weiter, ohne Befruchtung, zum Keim entwickelt, dieser Vorgang nicht als

1) a. a. O., p. 34 ff.

Parthenogenesis, sondern als Apogamie zu gelten hat. Denn ein solcher Vorgang ist doch nur graduell von jenem verschieden, bei welchem eine Nucellarzelle sich in einen Embryosack vorwölbt, um einen Adventivkeim zu bilden. Streng genommen würde somit der aus einem apogamen „Ei“ sich entwickelnde „Keim“ auch nur einen Adventivkeim darstellen und ließe der Vorgang sich als oogame Apogamie bezeichnen. Belehrend ist für den hier eben gemachten Vergleich zwischen den aus apogamen Eiern und den rein adventiv angelegten Keimen ein von Sv. Murbeck veröffentlichtes Bild[1]), das im Embryosack von *Alchimilla pastoralis* Bus. gleichzeitig einen aus dem apogamen Ei hervorgegangenen Keim und einen vom Nucellus aus erzeugten Adventivkeim darstellt. Beide Anlagen haben genau den nämlichen Entwicklungsgang eingeschlagen, nur daß der Suspensor des Nucellarkeimes mehrzelliger ist. Die beiden Anlagen in übereinstimmender Weise induzierte Gestaltung bringt gleichzeitig einen weiteren Beleg für die zuvor schon betonte maßgebende Beeinflussung des Entwicklungsganges durch das Milieu.

In seiner letzten Veröffentlichung im schwedischen Arkiv for Botanik über die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*[2]) versucht schon H. O. Juel die Murbecksche Angabe, daß die Embryosäcke der parthenogenetischen Alchimillen durch Tetradenteilung angelegt werden, umzudeuten. Die von Murbeck angeführten Gründe, so schreibt er, schienen ihm kaum genügend, um eine andere Auffassung auszuschließen, „diejenige nämlich, daß jene großen Zellen, deren Kerne das Synapsisstadium zeigen, die wirklichen Embryosackmutterzellen sind, und daß, weil diese sich nie teilen, die wirklichen Tetradenteilungen hier nie ausgeführt werden. Die Teilungen, durch welche die Embryosäcke entstehen, würden dann als den Tetradenteilungen vorausgehende Teilungen aufzufassen sein.“ „Zur Klarheit über diese Frage würde man wohl nur, meint Juel, durch einen Vergleich mit der Tetradenteilung in der Samenanlage irgend einer nahe verwandten Rosaceengattung gelangen.“ — Ein solcher Vergleich konnte tatsächlich schon angestellt werden, da die Péchoutresche[3]) Veröffentlichung,

1) Über Anomalien im Bau des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchimilla* (Lunds Univ. Årsskrift, Bd. 38, Afdeln. 2, No. 2, 1902, Taf. XIII, Fig. 1*a* und *b*).

2) Bd. 2, No. 4, 1904. Sonderabzug p. 2.

3) Die schon zitierte Arbeit in den Ann. d. sc. nat. Bot., VIII. sér., Bd. XVI, 1902.

welche die Anlage des Embryosacks bei allen verwandten Gattungen der Rosifloren schildert, bereits vorlag, doch er hätte wenig Licht in diesen Gegenstand verbreitet, da, wie wir sahen, die Murbecksche Angabe nicht zutraf, daß die in das Synapsisstadium tretenden Embryosackmutterzellen eine Teilung überhaupt nicht ausführen. Durch den Nachweis dieser Teilung wird aber der Fall von *Alchimilla* den anderen, bisher bekannt gewordenen Fällen apogamer Eibildung bei Angiospermen, wie das folgende zeigen soll, näher gerückt.

Bei der apogamen *Antennaria alpina*[1]) zeigt der Kern der Embryosackmutterzelle auf demselben Entwicklungszustande, der die Teilung in der Embryosackmutterzelle der nicht apogamen *Antennaria dioica* einleitet, eine Zusammenballung seines Inhalts. Die Juelsche Fig. 21, Taf. IV, a. a. O., welche diesen Augenblick darstellt, läßt in mir keinen Zweifel darüber bestehen, daß es sich um Synapsis in dem abgebildeten Kerne handelt. Man könnte, meint auch Juel, vermuten, daß jenes Zusammenziehen der Kernsubstanz eine Vorbereitung zur Kernteilung bezeichne. „Aber wenn dem so ist, so geht die Entwicklung nicht in dieser Richtung weiter“, denn der Kernfaden zeigt in den folgenden Entwicklungsstadien die Verteilung und Form, welche das Ruhestadium des Kerns charakterisiert. Bald darauf ist der „Kern gewaltig vergrößert und im Spiremstadium“. Die weiteren Zustände schließen sich aber den typischen, durchaus nicht den heterotypischen, an[2]). Es kommt zur Ausbildung der Kernspindel, die gegen 50[3]) Chromosomen führt, ebensoviel wie die angrenzenden vegetativen Zellen. Eine numerische Reduktion der Chromosomenzahl findet somit bei diesem Teilungsvorgang nicht statt[4]). Die Zahl der vegetativen Chromosomen ist dabei wohl doppelt so groß wie bei der nicht apogamen *Antennaria dioica*[4]). Bei letzterer teilt sich der Kern der Embryosackmutterzelle heterotypisch; die Kerne der beiden Tochterzellen homöotypisch. Vier Enkelzellen gehen aus der Mutterzelle hervor, von denen die unterste zum Embryosack auswächst. Auf 12 oder vielleicht 14 zweiwertige Chromosomen wird

1) H. O. Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria* (Kongl. Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar, Bandet 33, No. 5, 1900, p. 20).

2) a. a. O., p. 21 und 37.

3) a. a. O., p. 22 und 36.

4) a. a. O., p. 36.

die Zahl bei der Vorbereitung zur heterotypischen Teilung reduziert, die halbe Zahl der einwertigen Chromosomen vegetativer Zellen. — Bei *Antennaria alpina* unterbleibt die Tetradenbildung; die der Embryosackmutterzelle von *Antennaria dioica* entsprechende Zelle wird direkt zum Embryosack. In diesem schreitet die Entwicklung dann wie im Embryosack von *Antennaria dioica* fort, wobei auch die Teilungsbilder der Kerne einander ähneln.

Vergleichen wir die Vorgänge bei der apogamischen *Antennaria alpina* mit jenen bei den apogamen Eualchimillen, so ist die Übereinstimmung im Verhalten des Kerns der Embryosackmutterzelle überaus groß. Auch bei *Antennaria alpina* tritt dieser Kern in das synaptische Stadium ein und bekundet hiermit, daß er unter Einflüssen steht, die ihn zur heterotypischen Teilung treiben. Doch ein entgegengesetzter Einfluß macht sich alsbald auch auf ihn geltend, der ihn, wie bei den apogamischen Eualchimillen, zwingt, seine Entwicklungsrichtung zu ändern und in die vegetative Bahn einzulenken. Daß die zu einer vegetativen Zelle gewordene Embryosackmutterzelle, ohne sich erst, wie bei Alchimillen, zu teilen, direkt zum Embryosack wird, ist ein nebensächlicher Unterschied. Die Entwicklungsvorgänge in dieser Zelle kommen aber des weiteren auch bei *Antennaria alpina* unter die Herrschaft jener Einflüsse zu stehen, welche eine embryosackgemäße Gestaltung bedingen.

Bei dem von J. B. Overton[1]) studierten *Thalictrum purpurascens* sind in den Embryosackmutterzellen bei Apogamie ähnliche Erscheinungen zu beobachten. Diese interessante nordamerikanische *Thalictrum*-Art ist auf dem Wege, ihre geschlechtlichen Funktionen einzubüßen, vermag aber vorerst nur in einem Teile ihrer Samenanlagen sich apogamisch fortzupflanzen. Ein Unterschied in der Anlage der zur generativen und der zur vegetativen Fortpflanzung bestimmten Embryosackmutterzellen ist nicht vorhanden, doch wird in letzteren eine Kernspindel mit nicht reduzierter Chromosomenzahl, mit 24 statt 12 Elementen, ausgebildet. Nach J. B. Overton halten die Chromosomen dieser in die vegetative Sphäre eintretenden Kernspindeln in ihrem Aussehen die Mitte zwischen jenen der heterotypischen und typischen Teilung. Es mag der Einfluß, welcher die Entwicklung in die vegetative Bahn zwingt,

1) Zuletzt in den Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1904, p. 274. Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*.

sich erst relativ spät geltend machen und daher diese Mittelformen bedingen.

Ähnlich dürfte es auch nach einer vorläufigen Mitteilung von H. O. Juel[1]) bei *Taraxacum* sein. C. Raunkiaer[2]) hatte hier Parthenogenesis angegeben, Juel bestätigte dies und vervollständigte die Angaben durch das Studium des Verhaltens des Kerns der Embryosackmutterzelle. Die Entwicklung schlägt, wie er zeigte, auch in diesem Falle zunächst den generativen Weg ein und der Kern der Embryosackmutterzelle tritt in Synapsis ein. Ja, auf diese soll sogar die Diakinese folgen. Nichtsdestoweniger haben die Zählungen der chromatischen Elemente in der Kernspindel keine Reduktion ergeben, vielmehr 20—30 Elemente, wie in vegetativen Zellen. Die Bestimmung dieser Zahlen ließ sich in generativen wie auch vegetativen Zellen nur schwer vornehmen, was ihre Schwankung erklärt. Trifft die Juelsche Angabe zu, daß bei *Taraxacum* der Kern der Embryosackmutterzelle sogar das diakinetische Stadium[3]) erreicht, um dennoch in die vegetative Sphäre hierauf einzulenken, so würde das beweisen, daß selbst auf so fortgeschrittenem Wege die Umkehr zur vegetativen Teilung noch möglich bleibt. Während bei Kompositen sonst vier Enkelzellen aus der Embryosackmutterzelle hervorzugehen pflegen, also eine volle Tetradenbildung fortbesteht, soll die Embryosackmutterzelle von *Taraxacum* nach Einlenkung in die apogame Entwicklung sich nur ein einziges Mal teilen. Dieser Teilung würde keine andere Bedeutung zukommen, als jenen Teilungen, die sich bei den Alchimillen unter ähnlichen Verhältnissen vollziehen. Die untere der erzeugten Zellen bildet den Embryosack. — Hinzugefügt sei, daß W. O. Focke schon 1896 zu *Taraxacum* bemerkte, daß es zu den Gattungen gehört, in welchen Polymorphie und unsichere Umgrenzung der Arten mit dem Vorkommen mißgebildeter und verkümmerter Pollenkörner verbunden ist[4]).

C. H. Ostenfeld und C. Raunkiaer[5]) haben endlich an-

1) Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebötte *(Taraxacum)*. Botan. Tidsskr. Bd. 25, Köbenhavn 1903, p. 109 ff.

2) Arkiv för Botanik, Bd. 2, No. 4, p. 7.

3) Juel schränkt die Angabe über Ähnlichkeit in der Diakinese dahin ein, daß er schreibt: „und vielleicht auch in der Diakinese“ (a. a. O., p. 9).

4) Über einige polymorphe Formenkreise (Abhandl. d. Naturwiss. Ver. zu Bremen, Bd. XIII, 1896, p. 242).

5) Kastreringsforsog med *Hieracium* og andre *Cichoricae* (Bot. Tidsskr. Bd. 25, 1903, p. 409), und Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium* (Ber. der Deutsch. botan. Gesellsch., 1904, p. 376).

gegeben, daß kastrierte Blüten von *Hieracium*-Arten keimfähige Früchte erzeugen. Ihre Versuche, die zu diesem Ergebnis führten, wurden in derselben Weise wie bei *Taraxacum* durchgeführt. Sie schnitten mit einem scharfen Rasiermesser den oberen Teil der Blütenknospen mitsamt den Antheren und Narben weg, und trotzdem erfolgte Keimbildung in den stehen gebliebenen Fruchtknoten. Die Versuche erstreckten sich über 22 Arten von *Hieracium*, gehörend zu den beiden Untergattungen *Pilosella* und *Archieracium*, und zwar stets mit gleichem, positivem Ergebnis, während andere zum Vergleich herangezogene Cichorieen negative Resultate lieferten. Das positive Ergebnis zeigte sich also auf die polymorphen Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium* eingeschränkt. Doch auch der Pollen anderer Cichorieen war zu künstlicher Keimung nicht zu bewegen, eine Erscheinung, die H. Molisch[1]) und B. Lidforss[2]) bereits aufgefallen war. Ostenfeld stellte nunmehr auch die Keimung der apogam erzielten Früchte fest, deren Keime ein normales Aussehen zeigten. Für bestimmte *Pilosella*-Pflanzen, bei welchen die Versuche mißglückten, stellte sich heraus, daß sie auch sonst Keime nicht ausbilden. Bei *Hieracium Pilosella*, doch auch bei mehreren anderen Cichorieen, ist dies keine seltene Erscheinung, da erfolgt die Vermehrung allein auf gewöhnlichem vegetativen Wege. Raunkiaer hatte des weiteren rein weibliche *Taraxacum*-Arten mit Pollen der zwittrigen bestäubt und Nachkommen erhalten, die rein weiblich waren und durchaus der Mutterpflanze glichen. Das wiederholte mit gleichem Ergebnis nunmehr Ostenfeld, nachdem es ihm gelungen war, zwei weibliche *Hieracium*-Arten ausfindig zu machen. Er schließt mit der Annahme, daß wahrscheinlich alle Pilosellen und Archieracien ohne Befruchtung keimfähige Samen entwickeln können[3]). — J. B. Overton hatte die Ostenfeld-Raunkiaerschen Angaben inzwischen im hiesigen botanischen Garten nachgeprüft und erzielte dieselben Erfolge. Er untersuchte auch nicht kastrierte Exemplare der Hieracien und fand zwar gelegentlich Pollenkörner auf ihren Narben, doch niemals Schlauchbildung aus diesen Körnern. Weitere Untersuchungen, insbesondere auch das histologische Studium der

1) Zur Physiologie des Pollens usw. (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Bd. 102, 1893, p. 428).

2) Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIII, 1899, p. 291).

3) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, p. 378.

Samenanlagen, sind überaus erwünscht. Ein vorhandener Widerspruch muß dann auch seine Lösung finden. Er besteht darin, daß von denselben Hieracien, deren apogame Fortpflanzung Ostenfeld-Raunkiaer sicherstellten, die Existenz von Bastarden behauptet wird. Im besonderen schreibt darüber A. Peter[1]), daß ihm die ausgedehnten vieljährigen Kulturen von Hieracienformen aller Gebiete im Münchener botanischen Garten Gelegenheit gaben, „die Entstehung zahlreicher Bastarde zu beobachten und ihr Verhalten zu den Stammformen zu studieren". Unter den von Peter beschriebenen *Hieracium*-Bastarden befinden sich auch die von Mendel gezüchteten, welche dieser seinerzeit an Nägeli sandte. An das Verhalten der „*Hieracium*-Bastarde" haben Peter[2]), Correns[3]), de Vries[4]) allgemeine Erörterungen geknüpft, welche eine erneute Prüfung verlangen. Für *Taraxacum* wurden auch Bastarde genannt[5]), während Raunkiaers Bastardierungsversuche zunächst nur negative Resultate ergaben. So ähnlich scheinen auch die Versuche ausfallen zu sollen, die Ostenfeld nunmehr für *Hieracium* unternahm[6]).

Zur apogamen Keimbildung ohne Reduktion der Chromosomenzahl dürfte unter den Phanerogamen endlich auch die von Treub[7]) untersuchte *Balanophora elongata* befähigt sein. Das schließt Juel[8]) aus den Treubschen Bildern, die auch mir für diese Schlußfolgerung zu sprechen scheinen.

Über die Angabe von Parthenogenesis bei *Ficus hirta* durch Treub[9]) müssen weitere histologische Untersuchungen erst näheren Aufschluß geben.

Was somit bisher über Parthenogenesis bei Phanerogamen bekannt ist, läßt sich der Apogamie unterordnen. Anders würde

---

1) Über spontane und künstliche Gartenbastarde der Gattung *Hieracium* sect. *Piloselloideae* (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. V, 1884, p. 204).

2) a. a. O.

3) Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1901. p. [75]).

4) Die Mutationstheorie, Bd. II, 1903, p. 52 und a. a. O.

5) W. O. Focke, Über einige polymorphe Formenkreise (a. a. O., p. 242).

6) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, p. 379.

7) L'organe femelle et l'apogamie de *Balanophora elongata* (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, Bd. XV, 1898, p. 1 ff.).

8) a. a. O., p. 41.

9) L'organe femelle et l'embryogénie dans le *Ficus hirta* (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Sér. 2, Bd. III, 1902, p. 124 ff.).

es bei bestimmten *Marsilia*-Arten sein, wenn sich herausstellt, daß dort wirklich, ohne Ergänzung durch noch unbekannte Kernverschmelzungen, die Keimbildung mit reduzierter Chromosomenzahl vor sich geht. Zunächst fehlen hierüber noch die Angaben und ist in den Versuchen die Entwicklung der Embryonen nicht über die jüngsten Stadien hinausgelangt[1]). — Bei der apogamen Entstehung der sporophyten Generation aus der gametophyten bei Farnen sind von Farmer, Moore und Digby[2]) vegetative Verschmelzungen von Kernen benachbarter Zellen nach Durchwanderung der sie trennenden Wände beschrieben worden, freilich von so eigener Art, daß sie zunächst befremden. Ganz allein stehen diese Angaben übrigens nicht mehr da, seitdem Vernon H. Blackman[3]) einen ähnlichen Vorgang bei der Anlage der Äcidien von Uredineen geschildert hat. Da sollen die Kerne einkerniger Mycelzellen, welche die Basis der *Aecidium*-Anlage einnehmen, durch die trennende Zellwand wandern und in Zellen eintreten, welche den Mutterzellen der Äcidiosporen den Ursprung geben. Eine Verschmelzung der Kerne der beiderlei Zellen fände aber nicht statt, es nehme vielmehr aus jenen zweikernigen Zellen eine Generation den Ursprung, die durch zweikernige Zellen ausgezeichnet ist. Erst in den Teleutosporen vollziehe sich die Verschmelzung von je zwei Kernen zu einem Kern für die nachfolgende Generation. Blackman ist der Ansicht, daß die einstige Befruchtung der *Aecidium*-Anlage durch die Spermatien der Spermogonien erfolgte, dann aber durch den geschilderten Vorgang ersetzt wurde. — Aus der überaus reichen zoologischen Literatur, welche die natürliche und künstliche Parthenogenesis behandelt, möchte ich hier nur einer ganz vor kurzem erschienenen Arbeit von M. K. Kostanecki Erwähnung tun. Er fand, daß bei künstlicher, durch KCl-Gemische veranlaßter Parthenogenesis der Eier von *Mactra* der Eikern sich erst in eigener Weise intranuklear, nach Art von Protozoen-Kernen, teilt, die beiden aus solcher Teilung hervorgegangenen Tochterkerne verschmelzen und ihre beiderseitigen Chromosomen in die Bildung einer Kernspindel eintreten, welche

1) Alexander Nathansohn, Parthenogenesis bei *Marsilia* und ihre Abhängigkeit von der Temperatur (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1900, p. 99).

2) On the cytology of Apogamy and Apospory (Proceedings of the roy. Soc., Bd. 71, 1903, p. 453).

3) On the fertilization, alternation of Generations and general Cytology of the *Uredineae* (Ann. of Botan., Vol. XVIII, 1904, p. 323).

die Merkmale einer Furchungsspindel zeigt. An diese Kernteilung ist erst eine Furchung des Eies geknüpft[1]). Daß dieser Befund aber nicht allgemeine Geltung für „künstliche Parthenogenese“ im Tierreich beanspruchen kann, geht, wie auch Kostanecki hervorhebt, aus dem Vergleich mit den Ergebnissen hervor, die an anderen Objekten gewonnen wurden[2]). Ein Versuch, die Verschiedenheit der Befunde unter allgemeinere Gesichtspunkte zu bringen, wäre seiner Ansicht nach verfrüht. — Auch die Angaben über die Vorgänge bei natürlicher tierischer Parthenogenesis lassen noch keine einheitliche Behandlung zu. Auf die Mehrzahl der Befunde läßt sich immerhin die Vorstellung stützen, daß die parthenogenetische Keimanlage in dieser oder jener Weise in den Besitz der vollen Chromosomenzahl gelangt. Bei *Artemia salina*[3]) und verschiedenen anderen Tieren[4]) soll das durch Unterbleiben der zweiten Reifungsteilung erreicht werden, wobei es freilich, im Gegensatz zu der allgemein für Pflanzen herrschenden Regel, der zweite Teilungsschritt sein müßte, bei welchem die Zahlenreduktion sich vollzieht. Im Drohnenei verdoppeln sich nach A. Petrunkiewicz[5]) die Chromosomen durch Spaltung mit unterbleibender Zellteilung und stellen so die volle Zahl der Chromosomen für die Keimentwicklung her. — In denjenigen Fällen der künstlichen Parthenogenesis und Merogonie, wo die Keimentwicklung mit halber Chromosomenzahl vor sich geht, führt sie zur Bildung abnormer Larven, hingegen entstehen normale Larven, wenn durch entsprechende Einwirkungen die Bildung des zweiten Richtungskörpers verhindert wird und die Zahl der Chromosomen infolgedessen normal bleibt[6]). So folgert A. Petrunkiewicz[7]), daß die „Zahl“ der Chromosomen für eine normale Entwicklung von Wichtigkeit sei. Möglicherweise führten diesbezügliche Abweichungen zu

1) Über die Veränderungen im Innern des unter dem Einfluß von KCl-Gemischen künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Mactra* (Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, Math.-naturwiss. Kl. 1904, p. 70).

2) a. a. O., p. 87.

3) Alexander Petrunkiewicz, Die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Artemia salina* (Anat. Anzeiger, Bd. XXI, 1902, p. 259).

4) Weismann und Ishikawa, Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern (Ber. d. naturf. Gesellsch. in Freiburg, Bd. III, 1887).

5) Zuletzt in künstlicher Parthenogenese (Zool. Jahrb., Suppl. VII. Festschr. für Weismann, 1904, Sonderabz. p. 10).

6) In der letztzitierten Arbeit p. 9, 48, 49.

7) a. a. O., p. 17, 49.

Störungen in der festgesetzten Korrelation der gesamten Zellorgane. — Für die Annahme, daß es auf die volle Chromosomenzahl für die dem Befruchtungsvorgang sonst entstammende Generation ankommt, fällt das Verhalten der apogamen Phanerogamen, bei welchen der Reduktionsvorgang der Chromosomen unterbleibt, nicht wenig ins Gewicht; so auch für Farne die Angaben über Kernverschmelzungen in Prothallien, welche der apogamen Keimbildung vorausgehen sollen, endlich selbst bei Pilzen die letzte Arbeit Blackmans über Uredineen. Blackman möchte das Einwandern der Kerne in die Zellen junger Äcidienanlagen, das zweikernige Zellen schafft, als eine „reduced form of fertilization“[1]) auffassen, während es für mich eben nur ein neues Zeugnis für die Notwendigkeit abgibt, die Zahl der Chromosomen auf die Höhe zu bringen, wie sie die sonst durch Befruchtung erzeugte Generation für ihre Entwicklung verlangt.

Aus der abnormen Entwicklung bei halber Chromosomenzahl möchte Petrunkiewicz auf eine essentielle Verschiedenheit der Chromosomen, wie sie Boveri annehmen zu müssen glaubt, nicht schließen. Er führt als Argument gegen eine solche Annahme die Reduktionsteilung an, bei der, falls die Chromosomen untereinander essentiell verschieden wären, notwendigerweise sämtliche mütterlichen Chromosomen dem einen, sämtliche väterlichen dem andern Tochterkern zugeteilt werden müßten; sonst könnte es den Geschlechtsprodukten an diesem oder jenem essentiellen Merkmal fehlen. Der gegen Boveri gerichtete Einwand würde in gleichem Maße die entsprechende von mir in dem Aufsatz über Reduktionsteilung vertretene Auffassung treffen, zu der ich mich durch Boveris Erwägungen und mehr noch durch die Mendelsche Spaltungsregel bestimmen ließ[2]). Daß tatsächlich nicht sämtliche Chromosomen des einen Elternteils dem einen, des andern dem andern Tochterkern bei der Reduktionsteilung zufallen, glaube ich für die Pollenmutterzellen von *Tradescantia* direkt sichergestellt zu haben. Trotzdem ist der von Petrunkiewicz erhobene Einwand nicht stichhaltig, weil, wie ich das auch für Pflanzen bereits zu zeigen suchte und bald des näheren noch begründen werde, gleichwertige Chromosomen der beiden Eltern vor der Reduktionsteilung sich

1) a. a. O., p. 364.

2) Über Reduktionsteilung (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Phys.-math. Kl., Bd. XVIII, 1904, p. 612).

paaren. Ob also das väterliche oder das mütterliche Chromosom in den einen der beiden Tochterkerne übergeht, ist für die in Betracht kommende Frage gleich, beide vertreten innerhalb der in Betracht kommenden Grenzen dieselben Qualitäten.

Juel gab an, daß bei der apogamen *Antennaria alpina* es zu einer vollständigen Verschmelzung der Polkerne nicht kommt. Die Endospermbildung soll durch getrennte Teilung der beiden Polkerne eingeleitet werden[1]). Bei apogamen Eualchimillen konnte Murbeck[2]) zwar eine volle Verschmelzung der Polkerne feststellen, doch sah er sie erst im letzten Augenblick sich vollziehen, unmittelbar vor Eintritt der Endospermteilung. Bei *Antennaria dioica* und bei *Alchimilla arvensis* findet hingegen nach Juel und Murbeck die Verschmelzung der beiden Polkerne auf gewohntem Entwicklungszustand statt. Ein solches Verhalten gilt, wie ich hinzufügen kann, auch für die nicht apogamen Eualchimillen. — Meine Untersuchungen der Polkerne apogamer Eualchimillen führten mich zu denselben Ergebnissen, wie Murbeck. Ich sah die beiden Polkerne in fertigen Embryosäcken für gewöhnlich nur aneinandergedrückt und an ihren Berührungsseiten abgeflacht, doch deutlich durch eine Scheidewand geschieden (Fig. 35, 36, Taf. III). Der Schwund dieser Scheidewand erfolgte unter Umständen erst beim Vorhandensein eines mehrzelligen Keimes (Fig. 37, Taf. III)[3]). Nur in vereinzelten Fällen vollzog sich die Verschmelzung, während der Eiapparat noch ruhte, so besonders bei *Alchimilla splendens*. Aus der im allgemeinen hier erst so spät erfolgenden Verschmelzung ist zu schließen, daß die Neigung der Polkerne, sich miteinander zu vereinigen, bei apogamer Anlage sehr schwach ist. Das mag dadurch veranlaßt sein, daß sie beide die volle Zahl der Chromosomen führen, der Reiz somit wegfällt, diese Zahl zu ergänzen. Erst diejenigen Einflüsse, welche die Keimbildung aus dem apogamen Ei anregen und die Polkerne zur Endospermbildung zwingen, veranlassen auch die Verschmelzung der letzteren vor Beginn der Teilungen. Doch mag unter Umständen diese Verschmelzung auch unterbleiben können[4]), und die beiden Polkerne getrennt in die Endospermteilungen eintreten, so wie es Juel für *Antennaria alpina*

1) a. a. O., p. 22, 24.

2) a. a. O., p. 30.

3) Vgl. auch Murbeck, a. a. O., p. 32.

4) Murbeck, a. a. O., p. 31.

geschildert hat, solche Fälle dürften aber bei Eualchimillen, soweit meine Erfahrungen reichen, nur selten sein.

Bei sexuell normalen Angiospermen, deren Ei befruchtet wird, und bei denen ein zweiter Spermakern sich gleichzeitig mit den Polkernen vereinigt, wird der Beginn der Keim- und Endosperm-Entwicklung durch diese Vorgänge übereinstimmend reguliert. Dieser regelnde Einfluß fällt für die apogamen Eualchimillen weg und wird nicht in gleich unmittelbar wirksamer Weise durch ernährungsphysiologische Reize ersetzt. Daher der Beginn der apogamen Keimentwicklung und der Endospermbildung hier mehr oder weniger weit auseinander liegen kann und diese Vorgänge in ihrem weiteren Verlauf nicht übereinstimmend ineinander zu greifen brauchen. So habe ich beispielsweise Fälle notiert, wo 12 Keimzellen und 8 Endospermkerne, 6 Keimzellen und 4 Endospermkerne, 22 Keimzellen und 8 Endospermkerne, doch auch 2 Endospermkerne bei noch ungeteiltem Embryo in den Embryosäcken vorlagen. Murbeck hat bei *Alchimilla speciosa* sogar einen Fall von 8, und einen andern von 32 Endospermkernen bei noch ungeteiltem Ei beobachtet[1]).

Dem Vorausgeschickten sei hinzugefügt, daß ich überaus zahlreiche Kernteilungen in den Keimanlagen der apogamen Eualchimillen zu beobachten Gelegenheit hatte, und die Abzählung der Chromosomen, soweit sie möglich war, dann stets die nicht reduzierte Zahl von gegen 60 Elementen ergab. Im optischen Durchschnitt der Längsspindel konnte man dementsprechend etwa 9 Kernplattenelemente feststellen (Fig. 38, Taf. III). Anderseits war die Zahl der Chromosomen in den sich teilenden Endospermkernen weit größer. Der optische Durchschnitt der Kernplatten ließ mindestens 12, meist aber noch mehr Chromosomen unterscheiden. Nicht selten ist eine Kernspindel in dem dünnen Wandbeleg abgeplattet und weist dann in Flächenansicht des letzteren noch eine wesentliche Steigerung der Zahl ihrer Chromosomen auf

1) Im allgemeinen eilen die Teilungen des Endospermkerns jenen des Keimkerns voraus. Merkwürdigerweise bieten einige phanerogame Wasserbewohner hiervon eine Ausnahme. Guignard berichtet für *Najas major* (Journ. d. Botan., Bd. XV, 1901, p. 210), daß die Teilung ihrer Keimanlage vor jener des Endospermkerns sich vollziehe. John Galentin Hall (Botan. Gazette, Bd. XXXIII, 1902, p. 217) läßt sich den Endospermkern von *Limnocharis emarginata*, dem er einen sehr eigenartigen Ursprung zuschreibt, erst teilen, nachdem die Keimanlage zweizellig wurde. Nach Robert B. Wylie (Botan. Gazette, Bd. XXXVII, 1904, p. 17) teilt sich der Endospermkern von *Elodea canadensis* erst bei Vorhandensein eines zweizelligen Keimes.

(Fig. 39, Taf. III). Die Gesamtzahl der Chromosomen in den Endospermkernen dürfte sich jedenfalls der theoretisch geforderten Zahl 128 nähern. In dem Wandbeleg der *Alchimilla speciosa* und *splendens* sind mir auch dreipolige Kernspindeln begegnet (Fig. 40, Taf. III), wie sie auch sonst in den protoplasmatischen Wandbelegen angiospermer Embryosäcke nicht gerade selten sind. Ihr Vorkommen bei Eualchimillen ist insofern belehrend, als es zeigt, daß diese Mehrpoligkeit nicht durch die sonst gegebene Zusammensetzung des Endospermkernes aus drei Kernen bedingt zu sein braucht. Solche dreipoligen Kernspindeln der Eualchimillen sind anderseits überreich an Chromosomen, so daß sie wohl Kernen angehören, die aus zufälligen Verschmelzungen hervorgingen.

Erst wenn die Zahl der Endospermkerne durch fortgesetzte freie Teilung bis auf etwa 128 heranwuchs und die Entwicklung des Keimes soweit gedieh, daß er herzförmige Gestalt erlangte, findet Scheidewandbildung im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks statt. Dieser hat dann auch seine endgültige Größe erreicht, und es dürfte wohl eben dieses Aufhören seines Wachstums, durch welches die Endospermkerne des Wandbelegs dauernd auseinander gerückt wurden, sein, das die Zellbildung auslöst. Von *Alchimilla splendens* Christ lagen mir mehrere Präparate beginnender Scheidewandanlage vor, die in gewohnter Weise eine allseitige Ausbildung von Verbindungsfäden zwischen den Endospermkernen, diese somit von den bekannten Strahlungen umgeben, zeigten.

Murbeck hat bereits die Verholzung und spiralige Verdickung geschildert[1]), welche die äußerste Zellage des durch Zellteilungen zuvor verstärkten Integumentes der Alchimillen ergreifen. Er fand, daß von diesem Vorgang einige Zellen am Scheitel des Integuments zunächst öfters ausgeschlossen bleiben, woraus man jedoch nicht folgern dürfe, daß dadurch einst das Vordringen des Pollenschlauchs zum Embryosack erleichtert werden sollte. Denn die frühzeitige Verwachsung der Integumente über dem Nucellus bei allen apogamen Alchimillen spricht dafür, daß sie sämtlich chalazogamen und nicht porogamen Ursprungs sind. — Ich habe den Augenblick der Verholzung und spiraligen Verdickung des äußersten Integuments bei einer ganzen Anzahl der von mir untersuchten Alchimillen verfolgt und kann hinzufügen, daß eine Beziehung dieser Erscheinung zu

1) a. a. O., p. 27.

früherer Befruchtung um so weniger angenommen werden darf, als sie tatsächlich sich erst auf einem Entwicklungszustand einzustellen pflegt, dem die Befruchtung längst vorausgegangen wäre. In diesen Beobachtungen habe ich angemerkt, daß bei *Alchimilla leptoclada* Bus. die Verholzung und spiralige Verdickung der äußeren Integumentschicht meist sich erst längere Zeit nach dem Öffnen der Blüten einstellt, und der Embryosack dann, wenn überhaupt, schon einen mehrzelligen Keim zu führen pflegt. Selbst bei Vorhandensein eines zwölfzelligen Embryo konnte die in Betracht kommende Verholzung und spiralige Verdickung des Integuments unter Umständen erst angedeutet sein. — Etwas zeitiger als bei *Alchimilla leptoclada* vermag die gleiche Erscheinung sich bei *Alchimilla sericata* Rchb., *A. fallax* Bus. und *A. speciosa* Bus. einzustellen. Bei *A. splendens* Christ und *A. micans* Bus. beobachtete ich ihren Beginn in einzelnen Fällen gleich nach Fertigstellung des Embryosacks.

Auf die Verholzung und spiralige Verdickung der äußeren Integumentschicht folgt alsbald eine weit stärkere, auch mit viel bedeutenderer Wandverdickung verbundene Verholzung der inneren Gewebeschichten der Fruchtknotenwandung. Diese Schichten schließen an eine kristallführende Zellage an, die allen Alchimillen, auch der *A. arvensis*, eigen ist und annähernd an die Mitte der Fruchtknotenwandung sich hält.

Murbeck hat bereits darauf hingewiesen[1]), daß die Keimbildung bei Eualchimillen schon in Blüten begonnen haben kann, die noch geschlossen sind. Er wies das im besondern für *Alchimilla alpina* nach, mit dem Bemerken, daß die gleiche Erscheinung wohl bei den andern Arten selten sei. Mir ist sie wiederholt bei *Alchimilla leptoclada* Bus., die der *A. alpina* nah verwandt ist, und der hybriden *A. trullata* begegnet. Auch bei *A. fallax* Bus. fand ich einmal einen zwar noch einzelligen, doch bereits mit Membran umgebenen und schlauchartig gestreckten und ein anderes Mal einen bereits zweizelligen Keim auf Längsschnitten durch geschlossene Blüten. Bei *Alchimilla speciosa* Bus. und *splendens* Christ war in allen von mir untersuchten Fällen die Blüte offen vor Beginn der Keimentwicklung.

Die kugelige Narbe, die den Griffel der Eualchimillen abschließt, weist bei den apogamen Arten niemals gekeimte Pollen-

---

1) a. a. O., p. 28.

körner auf und auch ungekeimte traf ich dort nicht an, mit einer Ausnahme, der *A. fissimima* Bus., was sich für letztere aus dem Umstand erklärt, daß sie Pollen bildet, der, wenn auch nicht keimfähig, so doch aus den Antheren entlassen wird. Die Narben der apogamen Arten halten sich lange unverändert und beginnen erst abzusterben und zu schrumpfen, wenn die Keimentwicklung im Embryosack schon weit vorgeschritten ist.

Der Eiapparat (Fig. 35, 36, Taf. III) der apogamen Eualchimillen zeigt gewohnten Bau[1]). Alle drei Zellen sind etwas gestreckt, das Ei ein wenig tiefer inseriert als die Synergiden. Letztere führen ihren Kern über der Vakuole, das Ei unter dieser. Die Embryosackwand ist am Eiapparat etwas gequollen, besonders an der Ansatzstelle der Synergiden, wodurch eine sich nicht tingierende, linsenförmige Anschwellung dort entsteht, welche den Protoplasten der Synergiden entsprechend zurückdrängt. Trotz ausbleibender Befruchtung schrumpfen die Synergiden nach begonnener Keimentwicklung und werden alsbald resorbiert. Die auf Befruchtung eingerichteten Alchimillen weichen im Bau ihres Eiapparates von den apogamen nicht ab (Fig. 51, Taf. IV)[2]). Die Gegenfüßlerinnen bleiben bei den apogamen Eualchimillen nackend und erfahren keine Vermehrung; ebenso verhält es sich bei *Alchimilla pentaphylla* und den anderen geschlechtlich normalen Vertretern des Subgenus *Eualchimilla*, während die zu den *Aphanes* gehörende *A. arvensis*, wie schon Murbeck[3]) fand, die Zahl ihrer Gegenfüßlerinnen durch Teilung bis auf ein Dutzend und mehr erhöhen kann.

Murbeck hat gezeigt[4]), daß bei der geschlechtlich normalen *Alchimilla arvensis* die junge Samenanlage zunächst die nämlichen Bilder wie bei den apogamen Eualchimillen darbietet. Eine oder einige Embryosackmutterzellen treten hierauf in derselben Weise, wie dort, in Synapsis ein, teilen sich aber dann heterotypisch. Die

1) Vgl. auch Murbeck, a. a. O., p. 24.

2) Diese Figur stellt einen auf die ausgebliebene Befruchtung wartenden Embryosack von *A. pentaphylla* dar. Die links vom Ei sichtbare Synergide war bereits stärker lichtbrechend geworden.

3) a. a. O., p. 38.

4) Auf p. 37 der zuerst zitierten Arbeit, außerdem in einer etwas späteren Veröffentlichung: Über das Verhalten des Pollenschlauches bei *Alchimilla arvensis* (L.) Scop. und das Wesen der Chalazogamie (Lunds Univ. Årsskr., Bd. 36, 1901, No. 09).

Synapsis wird rascher durchlaufen; die heterotypische Kernspindel, die ich in Fig. 5, Taf. I abgebildet habe, zeigt den nämlichen Bau und die nämliche auf 16 reduzierte Zahl von Chromosomen, wie in den Pollenmutterzellen (Fig. 2) derselben Pflanze. Murbeck kam es vor, „als ob eigentümlicherweise auch bei *A. arvensis* die Reduktion der Chromosomenzahl bei der Teilung der Embryosackmutterzelle ausbleibe“[1]), doch ist Murbeck zu keiner vollen Gewißheit hierüber gekommen, „weil Kerne und Chromosomen bei dieser Art noch kleiner als bei der Sektion *Eualchimilla* sind“. Aus dieser letzten Angabe möchte ich schließen, daß Murbeck nur vegetativ sich teilende Zellen des Archespors zur Ansicht bekam. Tatsächlich sind die Elemente der Kernplatte in der heterotypischen Kernspindel von *Alchimilla arvensis* (Fig. 2, Taf. I) eher größer denn kleiner, als in den mit weit größerer Chromosomenzahl und nur auf typischem Wege sich teilenden Kernen des Archespors der apogamen Eualchimillen. Die Angabe von Murbeck, daß in der Nucellaranlage der *Alchimilla arvensis* vielfach einzelne Archesporzellen sich nicht teilen, kann ich bestätigen, muß aber hinzufügen, daß es besonders seitenständige sind; nur ganz ausnahmsweise unterbleibt die Teilung in einer medianen Archesporzelle. Vor allem ist es aber auch hier nicht ein Zeichen, daß sich die Archesporzelle nicht teilen soll, wenn sie „ganz dieselben Struktureigentümlichkeiten wie bei den parthenogenetischen Arten“ aufweist. Aus den heterotypisch geteilten Embryosackmutterzellen, oder, wie meist, nur aus einer solchen Mutterzelle, gehen vier, oder auch nur drei Zellen hervor, von denen im allgemeinen eine einzige sich zum Embryosack zu entwickeln beginnt. Es pflegt das die unterste Zelle einer Reihe zu sein. Es kommen Fälle mit mehreren Embryosackanlagen vor, von welchen aber, wie auch Murbeck fand, stets nur eine die volle Ausbildung erlangt. Der Nucellus von *Alchimilla arvensis* ist auf entsprechenden Entwicklungsstadien meist etwas schlanker als jener der apogamen Eualchimillen. Das Integument schließt ebenso rasch und ebenso vollständig wie bei apogamen Eualchimillen über dem Nucellus zusammen. Die Entwicklung des Embryosacks schreitet in für Angiospermen gewohnter Weise und zwar rascher als bei apogamen Eualchimillen fort und ist alsbald vollendet. Der Eiapparat ist nicht anders wie bei Eualchimillen ausgerüstet. Griffel und Narbe von *Alchimilla arvensis*

1) a. a. O., p. 38.

gleichen auch jenen der Eualchimillen, doch findet man gekeimte Pollenkörner auf der Narbe. Der Pollenschlauch legt den von Murbeck geschilderten Weg zurück[1]), durch Griffel und Placenta, um von der Chalaza aus sich empor zu wenden, im Integument aufwärts zu wachsen, in den Nucellarscheitel zu treten und zwischen oder neben den Synergiden in den Embryosack einzudringen. Sein Nachweis ist übrigens nicht leicht und habe ich mit demselben, angesichts der eingehenden Untersuchung von Murbeck, mich nicht länger abgemüht. — Die Verschmelzung der Polkerne ist bei *Alchimilla arvensis* früher als bei den apogamen Eualchimillen vollzogen, und es schreitet auch die Endospermbildung rascher fort. In den in Teilung begriffenen Kernen junger Keimanlagen (Fig. 7, Taf. I) konnte ich die vegetative Zahl der Chromosomen feststellen, wenn es im einzelnen meist auch nicht möglich war, alle 32 einzeln abzuzählen. Ein abnormer Fall begegnete mir, in welchem bei vierzelligem Embryo eine Teilung des Endospermkerns unterblieben war und dieser mit zwei gesonderten Nukleolen versehen in der Mitte des Embryosacks noch ruhte. — Die Narbe schrumpft nach der Befruchtung alsbald zusammen, die entleerten Pollenkörner lassen sich noch längere Zeit an ihr nachweisen.

Die Blüten öffnen sich gleich nach Fertigstellung des Eiapparates. Soweit als mir befruchtete Eier in den Präparaten von *Alchimilla arvensis* entgegentraten, war auch die Narbe stets bestäubt. Wie bei den apogamen Eualchimillen stellt sich weiterhin Verholzung und Spiralbildung oben in der Samenanlage in der äußeren Integumentschicht, Ausbildung einer Kristallschicht in der Fruchtknotenwandung, Verholzung und Verdickung ihrer nach innen zu folgenden Gewebe ein. Von der Spiralbildung und Verholzung in der äußeren Integumentschicht bleiben einige Zellen des Scheitels längere Zeit ausgeschlossen. Mit den Wegen des Pollenschlauchs hat das nichts zu schaffen, da dieser ja im Innern des Integuments emporsteigt, außerdem die Befruchtung jeder Verholzung und Spiralbildung am oberen Ende der Samenanlage vorauseilt. Der volle Abschluß durch Verdickung und Spiralbildung am oberen Scheitel des Integuments vollzieht sich erst nach begonnener Keimentwicklung.

Alchimilla pentaphylla weist in ihrer Samenanlage ganz ähnliche Entwicklungsvorgänge wie *Alchimilla arvensis* auf. Dank dem Material,

1) Erste Abhandlung p. 37, in der zweiten p. 5 ff. Für die Einzelheiten verweise ich auf diese zweite Arbeit, die mich der Mühe enthob, selbst den Vorgang eingehender zu verfolgen.

das Herr R. Buser für mich in Ober-Savoyen einlegte, war ich in der Lage, alle wichtigen Entwicklungszustände schließlich zu erlangen. Das Archespor der Samenanlage bei *Alchimilla pentaphylla* ist ebenso wenigzellig, wie bei *A. arvensis*, und nur einige wenige Embryosackmutterzellen, oder auch nur eine einzige solche Zelle, kommen zur Ausbildung. Der Kern der Embryosackmutterzelle macht zunächst dasselbe Synapsisstadium, wie wir es auch im Archespor der apogamen Eualchimillen sehen konnten, durch. Dann tritt er in Diakinese ein (Fig. 46, Taf. IV). Auf diesem Zustande ließen sich in ihm mit annähernder Sicherheit 32 Chromosomenpaare, so wie in den Kernen der Pollenmutterzellen, abzählen. Auch gelang es mir, die Reduktionsspindel zu finden (Fig. 47), und auch diese wies die erwähnte Zahl chromatischer Elemente im optischen Durchschnitt auf. Aus der Embryosackmutterzelle gehen vier, wohl nur selten drei Zellen hervor, von denen die unterste, wie Fig. 48 zeigt, zur Embryosackanlage wird, die oberen alsbald abzusterben beginnen, dabei stark lichtbrechend werden und schrumpfen. Die Entwicklung der Embryosackanlage schreitet rasch vor, wie denn die Beschleunigung der Anlage im Verhältnis zu den apogamen Arten hier ebenso wie bei *A. arvensis* auffällt. Die Hemmungen im Entwicklungsgang, die sich bei allen apogamen Arten geltend machen, fallen hier oben auch weg. Die Integumentränder haben einander über dem Nucellus noch nicht erreicht, während die Embryosackanlage schon, wie in Fig. 49 a, Taf. IV zu sehen ist, den zweiten Teilungsschritt ihrer Kerne vollzieht. Auch an diesen Kernen war die reduzierte Zahl der Chromosomen abzuzählen (Fig. 49 b). Den letzten Teilungsschritt der Embryosackkerne sehen wir in Fig. 50, Taf. IV, wobei der Kern des oberen Paares in der Polansicht sich zeigt und so auch zur Abzählung seiner Chromosomen einladet. Hierauf folgt die Fertigstellung des Eiapparates und der Antipoden und die Verschmelzung der Polkerne, die sich meist ereignet, sobald sie einander erreichen. Fast ausnahmslos hat jede Samenanlage nur einen Embryosack aufzuweisen. Der Verschluß der Mikropyle fällt mit der Fertigstellung des Embryosacks zeitlich zusammen; alsbald öffnet sich auch die Blüte.

Im Gegensatz zu den apogamen Eualchimillen verläuft die Entwicklung dieser sexuell normalen meist ohne Störungen. Etwa 90% der Schnitte sind zu brauchen, während bei apogamen Arten in extremen Fällen 90% den Dienst versagen. Als sehr angenehm

beim Schneiden wird bei *Alchimilla pentaphylla* die sehr beschränkte Behaarung der Blüten empfunden. Denselben Vorteil gewähren aber auch wenig behaarte oder haarlose apogame Eualchimillen. Bei *Alchimilla pentaphylla* finden sich nur wenige abstehende, stärker verdickte Haare innerhalb der Blüte, unter dem Nektarringe. Die Außenseite der Blüten ist so gut wie kahl; die etwas gewundenen Haare, welche dem oberen Rande der Kelchblätter entspringen und am Knospenverschluß mitwirken, sind dünnwandig.

Das Untersuchungsmaterial von *A. pentaphylla*, welches mir Herr R. Buser zunächst aus seinem Garten gesandt hatte, war unbefruchtet geblieben. Ich traf in allen Blüten die Embryosäcke der Befruchtung harrend an. Die Samenanlage vergrößerte sich schließlich etwas, der Embryosack nahm entsprechend an Umfang zu, das Ei und der sekundäre Embryosackkern schwollen wohl ein wenig an, vermochten aber nicht, in Teilung einzutreten. Die Fähigkeit zur apogamen Entwicklung ging der Pflanze ab, zu einer Entwicklung, die in den gegebenen Embryosäcken freilich echte Parthenogenesis gewesen wäre, da die Eier nur über eine reduzierte Zahl von Chromosomen verfügen. Solche echte Parthenogenesis stellt sich hier nicht ein, ebensowenig aber auch wurde infolge ausgebliebener Befruchtung älterer Blüten eine apogame Entwicklung in neu angelegten angeregt. Es begannen vielmehr in allen Embryosäcken die Synergiden schließlich lichtbrechender, der Inhalt des Eies und der sekundäre Embryosackkern körnig zu werden. Unsere Fig. 51, Taf. IV stellt den oberen Teil eines Embryosacks der Buserschen Gartenkultur dar, der vergeblich auf Befruchtung wartete. Die eine Synergide, die im Bilde sichtbar war, begann bereits ihr Aussehen zu verändern.

In dem Material, das mir Herr R. Buser von der Gemmi sandte, sowie jenem, das er für mich in Ober-Savoyen einlegte, war übrigens auch nur ein Bruchteil der Blüten befruchtet, so daß es sehr viel Mühe kostete, den Augenblick der Befruchtung in den Präparaten zu erlangen.

Zum Hilfsmittel der Selbstbestäubung hatten die Gartenexemplare der *Alchimilla pentaphylla* nicht gegriffen und ebensowenig vermochten sie das, allem Anschein nach, an ihrem natürlichen Standort zu tun.

Was über die Bestäubungsverhältnisse der *Alchimilla* in der Literatur berichtet wird, ist zum Teil widersprechend und nicht

immer zutreffend. Das konnte auch nicht anders sein, da die Bestäubung von Arten geschildert wird, die überhaupt keinen normalen Pollen entwickeln und ihre Antheren nicht entleeren, also auch schlechterdings nicht bestäubt werden können. Über *Alchimilla vulgaris L.*, also eine apogame Art mit mangelhafter Pollenbildung, berichtet Kerner von Marilaun[1]), daß beim Öffnen ihrer Blüten die Antheren noch geschlossen, die Narbe aber belegungsfähig sei. Diese Narbe stehe in der Mitte der Blüte und rage nur wenig über das Loch empor, von welchem das durch die Blüte gespannte, honigabsondernde Zwerchfell durchbrochen ist. Zu dieser Zeit sei Kreuzung möglich. Binnen 24 Stunden wachse der Griffel, der die Narbe trägt, in die Länge und halte dabei eine schräge Richtung ein, so daß er auf eine der vier Antheren trifft, welche inzwischen mit einer Querspalte aufgesprungen sind. So sei unvermeidlich, daß die Narbe mit dem dort entbundenen Pollen belegt werde. — Zu derselben *Alchimilla vulgaris L.* bemerkt Hermann Müller[2]), daß in den meisten ihrer Blüten entweder die Staubgefäße vollständig entwickelt, der Stempel aber so kurz sei, daß die Narbe kaum aus dem honigabsondernden Ringe des Kelches hervorrage, oder die Staubbeutel vollständig verkümmert, bei weit herausragendem Griffel. Es käme auch vor, daß ein oder zwei Staubgefäße nebst dem Griffel entwickelt, die übrigen verkümmert seien. Selbstbestäubung will Hermann Müller nicht beobachtet haben und er vermutet, daß Fremdbestäubung durch häufigen Insektenbesuch gesichert sei. In den „Alpenblumen" dehnt Hermann Müller seine Beobachtungen über *Alchimilla alpina* L., *A. fissa* Schummel und *A. pentaphylla* L. aus[3]), im wesentlichen mit demselben Ergebnis wie bei *A. vulgaris.* Als Besucher der Blüten dieser Pflanzen führte er „vorwiegend kurzrüsselige Insekten" an. Bei Paul Knuth[4]) finden sich ganz ähnliche Angaben, und es werden außerdem Lindman, Loew, Mac Leod, Plateau und Scott-Elliot angeführt, die in verschiedenen Teilen von Europa Fliegen, Käfer, kleine Hymenopteren, kleine Bienen, eine Blattwespe und zwei Falter auf diesen Pflanzen beobachtet haben. Als eigne Wahrnehmung fügt Knuth hinzu,

1) Pflanzenleben Bd. II, 1891, p. 347.

2) Die Befruchtung der Blumen durch Insekten, 1873, p. 210.

3) Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben, 1882, p. 222.

4) Handbuch der Blütenbiologie Bd. II, 1898, p. 377.

daß er trotz mehrfacher Überwachung keine Insekten an diesen Blüten gesehen habe. In den unscheinbaren Blüten von *A. arvensis* Scopoli ist endlich, nach O. Kirchner[1]), ein Nektarium zwar vorhanden, doch nicht gelb wie bei den Eualchimillen, sondern grün und nicht fähig, Nektar abzusondern. Das einzige vorhandene Staubblatt stehe schräg nach innen, so daß die Anthere über der Narbe liege und spontane Selbstbestäubung erfolgen müsse.

Was zunächst *Alchimilla arvensis* anbetrifft, so wäre unter den Besonderheiten dieser Art anzuführen, daß ihr einziges Staubgefäß nicht wie die Staubgefäße der Eualchimillen auf der Außenseite des Nektarringes inseriert ist, sondern an dessen Innenseite. Außerdem ist es, worauf mich Herr Buser aufmerksam machte, annähernd episepal und keinesfalls alternisepal wie die Staubgefäße der Eualchimillen[2]). Der Nektarring oder Discus zeigt die Färbung des Kelches, ist schmal abschüssig, wesentlich schwächer als bei Eualchimillen entwickelt. Doch sind die absondernden Zellen nicht ganz rückgebildet. Sie liegen hypodermal in etwa zwei Schichten unter der Epidermis des Nektarringes und weisen dichteren plasmatischen Inhalt auf. Das Staubgefäß ist schräg nach außen orientiert und seine Anthere fällt im Verhältnis zur Größe der ganzen Blüte durch ungewöhnlichen Umfang auf. Es dürfte wohl, wie O. Kirchner annimmt, Selbstbestäubung in diesen Blüten erfolgen, doch möchte R. Buser diese Angabe erst noch experimentell geprüft sehen. Bei den Eualchimillen tritt der gelbe Nektarring, im Gegensatz zu der *A. arvensis*, sichtbar hervor, und die blütenreichen Infloreszenzen könnten somit den Insekten sehr wohl in die Augen fallen. Trotzdem konnte Knuth sich von Insektenbesuch bei diesen Pflanzen nicht überzeugen. So auch schrieb mir Herr R. Buser, er habe nie ein zielbewußtes Anfliegen von Insekten für Eualchimillen feststellen können. Er hatte zwei Fenstersimse voll Alchimillen, worunter die so auffällige *A. speciosa* in voller Sonne. Er stand häufig hinter dem Fenster, um die Sache zu beobachten und in Betracht kommende Insekten event. abzufangen. „Besonders Fliegen stolperten gern über die Blütenstände, kleine Hymenopteren schlängelten sich durch, Tagfalter

1) Flora von Stuttgart und Umgebung mit besonderer Berücksichtigung pflanzenbiologischer Verhältnisse, 1888, p. 449.

2) Herr Buser hob in einem Briefe an mich hervor, wie unrichtig vielfach die neueren Angaben über *A. arvensis* lauten, während schon Schkuhr, Botan. Handbuch, Bd. I, 1791, p. 87 und Taf. 28, die Pflanze im wesentlichen zutreffend geschildert hat.

zeigten sich, aber kein Insekt arbeitete in bestimmter Richtung, die zur Bestäubung hätte führen müssen. Es erschien wie gleichgültig, ob sie auf die Alchimillen oder auf einen andern Gegenstand daneben anflogen.“ Herr Buser hat keines der Tierchen für seinen Anflug verantwortlich machen wollen und keinen anderen Insektenbesuch als solchen gesehen. Ich selbst konnte mich auch neuerdings in Chamonix nicht von einem regelrechten Besuch durch Insekten an den Blüten dieser Pflanzen überzeugen. — Auf Längsschnitten durch die Blüten der Eualchimillen springt der Nektarring weit stärker als bei *A. arvensis* als Wulst am Ausgang der Kelchröhre vor. Inhaltsreiche Zellen sind in zwei bis drei Schichten unter der Epidermis des Nektariumringes angebracht. — Die Nektarsekretion ist bei alledem eine minimale, bei den meisten Arten kaum nachweisbar. In der sich öffnenden Blüte neigen die Staubblätter etwas zusammen und richten ihre Antheren nach innen. Der Griffel ist noch kurz, so daß die kugelige Narbe nur wenig über den Nektarring hinausragt. Später legen sich die Staubblätter etwas auseinander, es streckt sich der Griffel und hebt seine Narbe empor. Wie wenig dabei auch bei den sexuell normalen Arten, zum mindesten *A. pentaphylla*, Selbstbestäubung eintritt, das lehrten mich die an den Präparaten aus dieser Pflanze gesammelten Erfahrungen. Aber auch die Fremdbestäubung sexuell normaler Arten ist überaus dürftig, so daß nur ein Bruchteil der Blüten Keimanlagen zeitigt. — In einer eben erst geöffneten Blüte sind die vier Staubblätter der Eualchimillen mit Antheren von annähernd gleicher, mehr oder weniger vollkommener Ausbildung versehen. In älteren Blüten, in welchen die Staubblätter sich auseinanderlegen, fallen deren Antheren überaus leicht ab, das Filament zurücklassend. Die meisten Angaben über verkümmerte Staubgefäße sind jedenfalls auf diese Erscheinung zurückzuführen. Bei den apogamen Arten erfahren die Antheren in den geöffneten Blüten alsbald eine Schwärzung und springen nicht auf, ungeachtet die Wände der Fächer annähernd normalen Bau erlangten. Die Narbe der apogamen Arten hält sich längere Zeit unverändert; nicht so die der sexuell fertilen, die nach erfolgter Bestäubung schrumpft. Diese Schrumpfung vollzieht sich übrigens bei den sexuell fertilen Arten, auch wenn die Bestäubung unterbleibt, rascher als bei den apogamen.

Entsprechend der geringen Zahl von Blüten, die bei *Alchimilla pentaphylla* zur Keimbildung schreiten, ist auch die Zahl der Narben beschränkt, auf welchen man gekeimte Pollenkörner an-

trifft. Unsere Fig. 52, Taf. IV zeigt eine solche Narbe und den oberen Teil des Griffels im Längsschnitt. Die Pollenschläuche waren in diesem Falle leicht zwischen den äußeren prismatischen Zellen der Narbe zu verfolgen und stellenweise auch zwischen den Zellen im Leitungsgewebe des Griffels zu erkennen. Der Pollenschlauch schlägt denselben Weg ein, wie bei *A. arvensis.* Es kommt bei *A. pentaphylla* vereinzelt vor, daß die Verwachsung der Mikropyle weniger vollkommen als bei den apogamen Arten ist und sich als Spalt an der reifen Samenanlage erkennen läßt. Niemals wird sie trotzdem von dem Pollenschlauch benutzt, der vielmehr aufwärts im Integument vordringend in dessen die Mikropyle schließenden Ränder tritt und sich nun abwärts wendet, um zwischen den Zellen des meist auf etwa zwei Zellschichten reduzierten Nucellus, in den Scheitel des Embryosacks einzudringen. Die Wandung des Pollenschlauchs ist stark gequollen, was besonders auffällt, wenn er im Querschnitt getroffen wird (Fig. 55, Taf. IV). Bei Anwendung unseres gewohnten Dreifärbungsverfahrens und Steigerung der Gentianawirkung konnten wir den Pollenschlauch in violettem Ton markieren. Was Murbeck für *A. arvensis* angibt[1]), war auch hier zu beobachten, daß nämlich der Pollenschlauch manche Zellen, an denen er vorbeiwuchs, geschädigt oder selbst getötet hatte. In Fig. 53 ist der obere Teil eines Embryosacks abgebildet zur Zeit der Befruchtung. Er zeigt neben der rechts gelegenen, bereits desorganisierten einen Synergide das gequollene Pollenschlauchende. Neben dem Eikern und dem sekundären Embryosackkern ist je ein Spermakern zu sehen. Ob die Größe und der Differenzierungsgrad dieser Spermakerne sich stets so darstellen würde, wie in meiner Abbildung, mag dahingestellt bleiben. Manches in dem Aussehen dieses Präparates läßt darauf schließen, daß die Blüte im Augenblick der Befruchtung irgend eine Schädigung erfahren hatte. Allein ich zog es vor, mit diesem Präparat mich zu begnügen, da jedenfalls hunderte weitere Schnittserien nötig gewesen wären, um ein zweites Mal den Augenblick der Befruchtung zu treffen[2]). Bei der geringen Zahl der Blüten, die hier überhaupt befruchtet werden, ist die Wahrscheinlichkeit auf günstigeren Erfolg beim Suchen sehr gering.

1) Über das Verhalten des Pollenschlauchs von *Alchimilla arvensis* usw., a. a. O., p. 6.

2) Die Zahl der Alchimillen-Schnitte, die ich bereits durchgesehen und, soweit nötig, eingehend studiert hatte, berechnete man in unserem Institut auf weit über 100000.

Man ist auf einen glücklichen Zufall angewiesen, der sich nur äußerst selten einstellt. Selbst bei *Alchimilla arvensis*, die allem Anschein nach reichlich bestäubt Murbeck vorlag, gelang es diesem nicht, „den Akt der Befruchtung in vollauf befriedigender Weise ausfindig zu machen“[1]). Wo seine Bilder das Pollenschlauchende im oberen Teile des Embryosacks zeigen, ist die Keimanlage bereits mehrzellig. — Ein besonders schönes Bild bot sich mir in einem Embryosack dar, dessen oberen Teil die Fig. 56, Taf. IV darstellt. Die Ansatzstelle des Suspensors der vierzelligen Keimanlage wird von einer desorganisierten Synergide gedeckt. Neben ihr links ist das gequollene Pollenschlauchende zu sehen. Ein anderes Stück des Pollenschlauchs erscheint zwischen den Nucellarzellen und weiter an der Grenze des Nucellus und des Integumentgewebes. Noch einen Befund füge ich endlich in Fig. 54 hinzu. Die zweizellige Keimanlage lag in dem nächstfolgenden Schnitt der Serie; der abgebildete hat eine abgestorbene Synergide gestreift und ein Stück des Pollenschlauchs freigelegt, der in diesem Falle seitlich zum Embryosackscheitel vorgedrungen war.

Wie es bei normal sexuellen Angiospermen zu geschehen pflegt, eilt auch bei *Alchimilla pentaphylla* die Teilung des Embryosackkerns jener der Keimanlage voran. Im allgemeinen pflegte ich doppelt so viel Endospermkerne als Zellen in der Keimanlage zu zählen. Die Keimanlage selbst glich durchaus der in apogamen Eualchimillen ungeschlechtlich erzeugten. Die Zählung der Chromosomen ergab, wie zu erwarten war, gegen 60, also jene Zahl, die aus der Vereinigung von Spermakern und Eikern hervorgehen mußte (Fig. 57, Taf. IV).

Untersuchungsmaterial von *A. glacialis* Bus., das mir Herr Buser im Juli frisch von der Gemmi sandte, hatte unterwegs von der herrschenden Hitze stark gelitten, immerhin konnte ich feststellen, daß sich diese Pflanze so wie *A. pentaphylla* verhalte und sexuell normal entwickle. Ich fand hier die Samenanlagen jenen von *A. pentaphylla* gleichgestaltet, vorwiegend nur eine Embryosackmutterzelle und in einem Falle die Reduktionsspindel in dieser. Einige Narben wiesen gekeimte Pollenkörner auf. In den befruchteten Embryosäcken war endlich ein ähnliches Vorauseilen der Endospermteilungen im Verhältnis zur Keimanlage, wie auch sonst bei sexuellem Ursprung der Keime nachzuweisen.

---

1) a. a. O., p. 13.

Von *A. gelida* Bus. stand mir nur Gartenmaterial zur Verfügung und zwar in zweiter Blüte. Die Samenanlagen waren meist unvollkommen ausgebildet, so daß nur ein Bruchteil der hergestellten Schnittserien für die Untersuchung sich verwerten ließ. Die jüngeren Samenanlagen der *A. gelida* zeigten denselben schlanken Bau, wie bei *A. pentaphylla* und *glacialis*, ein Aussehen, das durch eine geringere Zahl der Archesporzellen als bei den apogamen Arten bedingt ist und bereits auf sexuelle Entwicklungsvorgänge hinweist. Die Fig. 59, Taf. IV zeigt eine solche Anlage von *A. gelida* mit dem Kern einer Embryosackmutterzelle in Synapsis. Der glückliche Zufall fügte es, daß ich hier auch die Reduktionsspindel der Embryosackmutterzelle in ganz typischer Ausbildung antraf (Fig. 60, Taf. IV). Damit war aller Zweifel an der sexuellen Ausbildung auch dieser mit normalem Pollen versehenen (Fig. 58) Art gehoben. Die Zahl der Chromosomen mußte, dem Profil der Kernspindel nach, 32 betragen. Die Fertigstellung des Embryosacks schritt ebenso rasch, wie bei den anderen sexuellen Arten fort. Endlich fand ich gekeimte Pollenkörner auf einigen Narben und konnte deren Schläuche stellenweise in den Längsschnitten der Narben und des Griffels erkennen.

Schließlich gab die Untersuchung von *A. grossidens* Bus., die Herr Buser für mich in Ober-Savoyen eingelegt hatte, die erwünschte Ergänzung der bei den *Alpinae* gewonnenen Ergebnisse. Die schlanken jungen Samenanlagen führten nur wenig Archesporzellen. Meist kam nur eine Embryosackmutterzelle zur Weiterentwicklung. Ich fand eine Reduktionsspindel in ihr vor, in typischer Ausbildung mit 32 Chromosomen (Fig. 61, Taf. IV). Die Embryosackmutterzelle liefert meist vier Tochterzellen, deren drei obere verdrängt werden (Fig. 62). Mehr als eine Embryosackanlage ist mir nur ganz ausnahmsweise begegnet. Die Fertigstellung des Embryosacks wird rasch vollzogen und sofort öffnet sich die Blüte. Letzteres konnte unter Umständen schon geschehen, bevor die beiden Polkerne verschmolzen waren. Trotzdem das Material von dem naturgemäßen Standort der Pflanze stammte, war nur ein geringer Bruchteil der Blüten befruchtet. Durchweg zeigten die Schnittserien aus älteren Stadien die Samenanlage verschrumpft. Wo es zur Keimbildung gekommen war, verhielt sich die Endospermanlage so zu ihr wie in anderen sexuellen Fällen. Auch fand ich nach längerem Suchen mehrere Narben mit gekeimten Pollenkörnern belegt.

Die als Bastard schon lange geltende *Alchimilla cuneata* Gaud. stellte sich bei der Untersuchung als durchaus fertil heraus. Die Eltern dieser Pflanze, die auch von R. Buser für einen Bastard gehalten wird, stehen nicht fest. Nach der äußeren Erscheinung der Pflanze zu schließen, muß die in die Verbindung eingetretene *Alpina* der *A. grossidens* ziemlich ähnlich gewesen sein. Nach einer Notiz im Herbarium Schleicher, die mir Herr Buser übermittelte, sammelte Thomas die Pflanze im Aostatal, und eine Anmerkung im Herbarium Gay gibt an, daß die Pflanze aus den Alpen von St. Marcel stamme. Seitdem wurde die Pflanze nicht wiedergefunden, was nach R. Buser ein weiterer Grund ist, sie für einen zufällig entstandenen Bastard zu halten. Aus dem Thomasschen Garten bei Bex gelangte diese Pflanze in verschiedene botanische Gärten, und R. Buser erhielt sie auf dem Umwege über Berlin, wo sie unter dem Namen *A. pentaphylla* in Kultur stand. In dem IV. Bande der Flora helvetica von J. Gaudin[1]) aus dem Jahre 1829 wurde dieser *Alchimilla* der Name *cuneata* erteilt. Gaudin hielt sie für einen Bastard von *A. pentaphylla* und *A. fissa*: „Pulchra planta jam a multis annis in hortulo Thomasiano luxuriat; sed patria eius omnino ignoratur." Bei der Untersuchung verhielt sich diese Pflanze, die der *A. pentaphylla* sehr ähnlich ist, in ihrem Geschlechtsapparat durchaus wie *A. pentaphylla*, und doch bewies jeder Blick in die Schnittserie, daß es sich nicht um jene Art handelte. Denn die Blüten von *A. cuneata* sind an ihrer Außenseite mit Haaren bedeckt, welche der *A. pentaphylla* fehlen und welche außerdem das Merkmal der Haare aus der Gruppe der *Alpinae* zeigen. Dieses Merkmal besteht darin, daß das Haar an seiner Austrittsstelle scharf auswärts umbiegt, ein Knie bildend. In anderen Gruppen der Eualchimillen pflegen die im übrigen entsprechend gebauten einzelligen Haare bei anliegender Behaarung mehr abgerundet an der Umbiegungsstelle zu sein. Im Innern der Blüte stimmen die Haare der *A. cuneata* mit jenen der *pentaphylla* überein, eine Erscheinung, die auch in den Blüten anderer Arten wiederkehrt. — In den Pollenmutterzellen von *A. cuneata* konnte ich alle Teilungsschritte beobachten, auch 32 Chromosomen vielfach zählen. In einigen Fällen schien die Zahl der an der Kernwandung in der Diakinese verteilten Chromosomenpaare etwas größer zu sein. Das konnte, falls nicht ein Grund zur Täuschung vorlag, durch die Bastard-

1) Appendix p. 623.

natur der Pflanze bedingt sein. In den Samenanlagen von *A. cuneata* wurden nur wenige Archesporzellen angelegt und rasch die Ausbildung des Embryosacks vollzogen. In einigen Embryosäcken fand ich jüngste Keimanlagen vor und zugleich auch gekeimten Pollen auf den zugehörigen Narben. Diese Narben waren alsdann schon in Schrumpfung begriffen. Spuren des Pollenschlauchs ließen sich einigemal über dem Embryosack im Integument und neben den geschrumpften Synergiden erkennen. Um den Pollenschlauch auf seinem ganzen Wege zu verfolgen, dazu hätte weit reichlicheres Untersuchungsmaterial gehört. In Blüten, die in mehr oder weniger weit vorgerückten Stadien auf Befruchtung harrten, fehlte auch der Pollen an der in feine Längsschnitte zerlegten und somit genau kontrollierbaren Narbe. Solche Narben hatten demgemäß auch nicht zu schrumpfen begonnen. Eine ältere Blüte ist mir aber begegnet, deren Samenanlage zum mindesten 32 Endospermkerne im Embryosack führte, während die Narbe unbestäubt und völlig unverändert erschien. Eine bestäubte Narbe hätte schon lange zuvor schrumpfen müssen. In dieser Blüte war auch die Teilung des Eies unterblieben, es hatte nur an Größe und Inhalt etwas zugenommen, während seine Synergiden geschrumpft waren. Das tun sie aber auch sonst nach längerem Harren, ohne Befruchtung. Eine nachträgliche Keimbildung aus dem Ei erschien der ganzen Sachlage nach ausgeschlossen. Vermutlich lag hier somit ein Fall vor, wo trotz Ausbleibens der Befruchtung der sekundäre Embryosackkern durch besondere Einflüsse zur Teilung angeregt worden war.

Für einen Bastard zwischen *Alchimilla glacialis* und *A. pentaphylla* wird von R. Buser die auf der Gemmi in der Nähe des Daubensees reichlich vertretene *A. gemmia* Bus. gehalten. Untersuchungsmaterial wurde mir von der Gemmi durch Herrn Buser zugesandt, wobei er noch eine schwächer und eine etwas stärker behaarte Form als *glabrior* und *pilosior* unterschied. Nur in ganz vereinzelten Blüten dieser Pflanzen konnte ich besser ausgestatteten Pollen nachweisen; sonst war er mehr oder weniger stark verbildet. Unter dem gleichzeitig eingelegten Herbarmaterial des Herrn Buser fanden sich dann nachträglich einige Blüten noch vor, deren Antheren aufgesprungen waren und scheinbar normalen Pollen enthielten. Die Schnittserien durch mein Material zeigten fast ausschließlich verbildete Samenanlagen. Sie legten eine größere Zahl von Archesporzellen an, worauf sich der Weiterentwicklung Hindernisse entgegenstellten, so daß zahlreiche Anlagen abstarben. Vergegen-

wärtigte man sich die Bilder, welche die Samenanlagen apogamer Arten aufweisen, so konnte man sich der Vorstellung nicht erwehren, daß auch hier ein Anlauf zur apogamen Entwicklung gemacht werde, der aber im allgemeinen fehlschlage. Gelingt es einer Samenanlage weiter fortzuschreiten, so zeigt sie fast stets eine Mehrzahl sich durcheinander drängender Embryosäcke, die allerhand Entwicklungsstörungen aufweisen. In der als *glabrior* bezeichneten Form kam es noch verhältnismäßig häufiger vor, daß ein Embryosack es bis zur Bildung eines normalen Eiapparates brachte. Solche Embryosäcke schritten dann auch zur Keimbildung vor, die ebenfalls einen apogamen Eindruck machte. Denn es wurde nicht das regelrechte Verhältnis zwischen der Keimentwicklung und der Teilung der Endospermkerne eingehalten. Ich fand sogar mehrzellige Keime in solchen Embryosäcken vor, deren Polkerne aneinander hafteten, ohne völlig verschmolzen zu sein.

Die *Alchimilla trullata* Bus. von der Gemmi hält Buser für einen abgeleiteten Bastard zwischen *gemmia* und *glacialis*. Die *A. gemmia* könnte in dieser Verbindung nur den Vater abgegeben haben und auch das nur in Hinblick auf den Zustand ihres Pollens in Ausnahmefällen. Von den Samenanlagen der *A. gemmia*, soweit als sie mir vorlagen, kann ich nicht annehmen, daß sie befruchtungsfähig gewesen seien. Was nun *Alchimilla trullata* anbetrifft, so weist diese stets ganz schlechten Pollen auf. Ihre Samenanlagen sind schlanker als jene der apogamen Arten und nähern sich somit in ihrem Aussehen den normal-sexuellen. Es wird auch nur ein Embryosack in ihrem Innern angelegt, doch gelingt meistens seine Fertigstellung nicht. Die Zahl der Mißbildungen ist überaus groß. Pollen auf einer Narbe zu finden gelang mir nicht. Nur aus wenigen Blüten geht eine Keimanlage hervor. Daß solche Keime apogamen Ursprungs sind, steht außer Zweifel, denn ich fand bei *A. trullata* einen zweizelligen Keim und vier Endospermkerne in dem Embryosack einer noch geschlossenen Blütenknospe. Daß die Narbe dieser Blüte unbestäubt war, daß diese Blüte nur schlechten Pollen in ihren ungeöffneten Antheren führte, stellte ich noch des weiteren fest. Auch an solchen Fruchtknoten, die in die Keimbildung eintraten, behält die Narbe längere Zeit ihr unverändertes Aussehen.

Den von *A. gemmia* ♂ und *pentaphylla* ♀ nach Buser stammenden abgeleiteten Bastard *A. pentaphylloides*, von der Gemmi, habe ich nur an aufgeweichtem Herbarmaterial untersucht

und mich mit der Feststellung begnügen müssen, daß seine Pollenkörner, selbst die bestausgebildeten, anscheinend unvollkommen bleiben.

Alchimilla sabauda Bus., der Bastard von *A. pentaphylla* × *gelida*, verhielt sich im wesentlichen ganz so wie *trullata* Bus. und zeitigte allem Anschein nach auch apogame Keime. Die Narben der *A. sabauda* behalten, unter denselben Verhältnissen wie bei *trullata*, längere Zeit ihr unverändertes Aussehen bei.

Alle die hier angeführten Bastarde führen die Behaarung der *Alpinae*, während *A. pentaphylla* ihnen das allgemeine Gepräge verleiht.

Andere Bastarde als zwischen der *A. pentaphylla* und den genannten, sämtlich in die Serie der *Hoppeanae* gehörenden *Alpinae*, werden von R. Buser nicht angegeben, und dementsprechend fand auch ich, daß selbst diejenige Vertreterin der Vulgares, die den verhältnismäßig besten Pollen aufweist, die subnivale *A. fissimima*, zu apogamer Fortpflanzung bereits übergegangen ist.

Daß die von R. Buser als Bastarde zwischen *Alchimilla pentaphylla* und subnivalen Vertretern der *Alpinae* bezeichneten Pflanzen wirklich Bastarde sind und den von ihm angenommenen Ursprung haben, darüber würde erst der direkte Versuch endgültig entscheiden. Für R. Busers Schlußfolgerungen fällt aber bereits schwer ins Gewicht, daß eben jene Arten, die er als die Eltern der Bastarde bezeichnete, wirklich geschlechtlich normal sind. Dazu kommt, daß sie die einzigen, ganz wenigen Arten darstellen, welche ihre Sexualität behielten. Sollte Busers Annahme nicht zutreffen, dann würde es doch ein seltsames Spiel des Zufalls sein, daß er aus der großen Fülle der Arten, die das Subgenus *Eualchimilla* auszeichnet, gerade die herausgegriffen hätte, welche erst diese Arbeit als sexuell potent erwies.

Von der hochalpinen zu den Vulgares zählenden *A. fissimima* Bus., die etwa zu einem Drittel normal aussehende Pollenkörner in ihren Antheren aufweist, erwartete ich vorerst zuversichtlich, daß sie noch geschlechtsmächtig sei. Das wäre von Bedeutung gewesen, weil die *Vulgares* die formenreichste Gruppe unter den Eualchimillen bilden. Meine Hoffnung auf ein positives Ergebnis wurde zunächst noch gesteigert, als ich Pollenkörner auf einer Narbe der *A. fissimima* fand. Doch bald zeigte sich, daß die ganzen Entwicklungsvorgänge der Samenanlagen auf Apogamie hinweisen. Eine eingehende Untersuchung solcher Blüten, die Pollen-

körner auf der Narbe zeigten, auf Mikrotomschnitten ergab weiter, daß diese Körner an der Narbe nur hafteten, aber keine Schläuche getrieben hatten. Wie der zum Teil gut aussehende Pollen, so weisen übrigens auch noch manche andere Umstände in den Samenanlagen von *A. fissimima* darauf hin, daß sie zu den rezentesten Apogamen der Gattung gehört. Denn auch das Verhältnis zwischen dem Entwicklungsgang der Keimanlage und der Teilung der Endospermkerne ist bei ihr noch in annähernd ursprünglicher Form erhalten, und eilt die Endospermbildung regelrecht der Keimbildung voraus. Wie es mir bei dieser Art nicht gelang, eine Pollenschlauchbildung auf der Narbe nachzuweisen, so vermochte ich bei ihr auch nicht in Fällen beginnender Keimbildung etwas von einem Pollenschlauch und von Vorgängen der Befruchtung zu entdecken. Bei der Schwierigkeit, welche der Nachweis des Pollenschlauchs bei Alchimillen bereitet, durfte ich allerdings kein zu großes Gewicht auf diesen negativen Befund legen. In einer Schnittserie fand sich aber auch ein Embryosack vor, der vier Endospermkerne, ein noch einzelliges, doch stark gestrecktes und mit Membran umhülltes Ei führte, dennoch ganz unversehrte Synergiden noch besaß. Wäre ein Pollenschlauch hier eingedrungen, so mußten die Synergiden sich verdrängt und verändert zeigen; so wie sie vorlagen, durften sie nach einer vollzogenen Befruchtung keinesfalls aussehen.

Trotz der in der Untergattung *Eualchimilla* verbreiteten Neigung zur Apogamie ging jenen Arten, deren Eikerne eine reduzierte Chromosomenzahl führen, die Fähigkeit ab, in apogame Entwicklung einzutreten. Diese würde bei reduzierter Chromosomenzahl echte Parthenogenesis bei ihnen sein. Da solche sich nicht einstellt, so bildet ihr Verhalten einen weiteren Beleg für die Schwierigkeit, die einer spontanen Vermehrung der Chromosomen von der generativen auf die vegetative Zahl entgegensteht. Denn eine solche Vermehrung der Chromosomen hatte bei der sonstigen Neigung der Eualchimillen zur Apogamie wohl genügt, um die Keimbildung auszulösen. — Eine sichere Angabe über unvermittelte Vermehrung von Chromosomen in Zellen mit reduzierter Chromosomenzahl liegt im Pflanzenreich im wesentlichen nur für einen von L. Guignard[1]) zunächst festgestellten, durch E. Sargant[2]) und

1) Nouvelles études sur la fécondation (Ann. d. sc. nat. Bot., VII. sér., Bd. XIV, 1891, p. 188).

2) The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*, I. Oogenesis (Ann. of Bot., Bd. X, 1896, p. 464).

D. M. Mottier[1]) bestätigten Fall vor, nämlich für den unteren Embryosackkern von *Lilium*. Bei diesem Kerne spielen aber ganz besondere Verhältnisse mit, die eine entsprechende Berücksichtigung verlangen. Bei *Lilium* wird die Embryosackmutterzelle direkt zur Embryosackanlage, und so kommt es, daß die beiden ersten Kerne der Embryosackanlage der heterotypischen Teilung ihre Entstehung verdanken. In beide Kerne treten somit die Chromosomen mit der im heterotypischen Teilungsschnitt vorbereiteten Längsspaltung ein. Diese Vorbereitung, so läßt sich vorstellen, könnte bei kräftigerer Ernährung des antipodialen Kerns zur frühzeitigen Trennung der Längshälften jedes Chromosoms führen und damit die Gesamtzahl der Chromosomen entsprechend vermehren. Durch die frühzeitige Trennung wären vielleicht aber auch die Bedingungen zum Eintritt einer neuen Längsspaltung geschaffen. — Die in der vegetativen Sphäre der Pflanzen vielfach vorkommende Änderung der Chromosomenzahl, die sich in einer Verminderung dieser Zahl äußert, ist für die hier behandelten Fragen ohne Belang. Ihre Veranlassung kann sie in dem Schwund einzelner Chromosomen haben und sie stellt sich auch vorwiegend in Kernen von begrenztem Wirkungskreise ein.

Ich bemerkte vorhin, daß eine Tendenz zur apogamen Fortpflanzung bei den Eualchimillen sich annehmen läßt. Es folgt das für mich unter anderem aus dem Umstand, daß auch unter den als Bastarde von R. Buser bezeichneten Alchimillen sich apogame Formen bereits befinden. Diese apogamen Bastarde müssen aus geschlechtlich potenten Arten hervorgegangen sein. Als Bastarde hätten sie sehr wohl in sexueller Beziehung sich geschwächt zeigen können, daß sie aber den apogamen Weg der Keimbildung einschlugen, dazu gehörte eine bestimmte schon vorhandene Anlage. Diese, so läßt sich weiter behaupten, übernahmen sie von dem zu den *Alpinae* gehörenden Eltern, da die *A. pentaphylla*, wie wir sahen, keine apogamen Fähigkeiten besitzt. Bei der Gruppe der *Alpinae* müssen hingegen auch in den sexuell potenten Arten latente apogame Anlagen schon vertreten sein, sonst könnten solche in den Bastarden nicht unmittelbar aktiv werden. Zur Annahme einer latenten „Prämutation" gelangte de Vries auf Grund seiner Beobachtungen und Versuche[2]). Diese Annahme würde durch

1) Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 135).

2) Die Mutationstheorie, Bd. I, 1901, p. 353.

unseren Fall eine auffällige Stütze erfahren. Weiter geht aus dem näheren Studium der Eualchimillen hervor, daß in diesem Subgenus die Neigung zur Apogamie sich hat wiederholt einstellen müssen, unabhängig in verschiedenen Arten, und daß sie somit als eine Auslösung zu betrachten sei, die ein gewisser im Laufe der phylogenetischen Entwicklung von diesem Subgenus erreichter Zustand veranlaßte. Diese Schlußfolgerung, die sich meiner Überzeugung nach nicht abweisen läßt, dürfte nicht ohne allgemeine Bedeutung für die Probleme der organischen Entwicklung bleiben. Recht belehrend erschien mir in den Einzelfällen, besonders bei dem Bastard *A. gemmia*, auch der Widerstreit zwischen den älteren sexuellen und den neuausgelösten apogamen Entwicklungsvorgängen, und die Mißbildungen, die sich daraus in den Samenanlagen ergaben.

In ihrer verdienstvollen Synopsis der mitteleuropäischen Flora [1]) bemerken Paul Ascherson und Paul Graebner, daß die richtige Bewertung der einzelnen Formen der Gattung *Alchimilla* durch die große Samenbeständigkeit aller einzelnen oft noch so unbedeutenden Abänderungen erschwert wird. Der Grund für diese Eigentümlichkeit sei aber durch Murbeck klargelegt worden, der in seiner bemerkenswerten Arbeit nachgewiesen habe, daß unsere Alchimillen, mit Ausnahme von *A. arvensis*, infolge des Fehlschlagens der Pollenkörner nicht bestäubt werden können, sondern sich durch Samen mit parthenogenetisch entstandenen Keimlingen fortpflanzen, wodurch jede Mischlingsbefruchtung ausgeschlossen erscheine.

Murbeck selbst schrieb in seiner Hauptarbeit [2]): „Die Erklärung der merkwürdigen Konstanz der Alchimillen liegt darin, daß die Embryobildung bei ihnen ein rein vegetativer Vorgang ist; der Same mit der daraus aufgewachsenen Pflanze ist, wie die Brutknospen und der Steckling, ganz einfach ein selbständig gewordener Teil der Mutterpflanze, und eben weil keine Befruchtung stattgefunden hat, ist der Abkömmling nur im Besitz solcher Eigenschaften, die das Mutterindividuum selbst kennzeichnen.“ Die weitere Frage, wie der Polymorphismus in der Gattung entstanden sei, will Murbeck nicht erörtern, da er meint, es müsse der Behandlung dieser Frage die nähere Kenntnis der geographischen Verbreitung der verschiedenen Formen vorausgehen.

---

1) Bd. VI, 1902, p. 385.

2) a. a. O., p. 36.

Ich selbst möchte auf Grund der Ergebnisse, die mir meine Arbeit brachte, zum mindesten eine Erörterung der Ursachen versuchen, welche zum Geschlechtsverlust und zur apogamen Fortpflanzung bei den Eualchimillen führten. Gerade die Hoffnung, einen Einblick in die Ursachen dieser Erscheinungen gewinnen zu können, regte mich zu der Aufnahme meiner Untersuchung an. Der hochgradige Polymorphismus der Eualchimillen, scheint mir, darf wohl als der Ausdruck einer starken Mutation gelten, die sich bei dieser Untergattung vollzog. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, daß der Verlust des Geschlechtes die Folge dieser übermäßigen Mutation sei. Wir wissen, daß Bastardierung leicht eine Schwächung der geschlechtlichen Funktionen nach sich zieht. Jede durch Mutation entstandene Veränderung führt aber notwendigerweise, wie de Vries hervorgehoben hat[1]), zu Kreuzungen. Denn ein Mutant wird höchst wahrscheinlich mit einem anderen Vertreter derselben Art, welcher überhaupt nicht oder nicht in gleicher Richtung mutierte, geschlechtliche Verbindung eingehen. Unter solcher Verbindung, bei nächster Verwandtschaft, braucht die Fruchtbarkeit der Nachkommen zunächst nicht zu leiden, möglicherweise geschieht dies aber doch mit der Zeit, wenn beim Auftreten immer neuer Mutanten die Wirkungen anhaltender Kreuzungen sich häufen. Auch de Vries hatte bereits unter seinen *Oenothera*-Mutanten sterile oder fast sterile Individuen zu verzeichnen und eine im männlichen Apparat ganz unfruchtbare neue Art, die *Oenothera lata*, die nur inaktiven und meist verkrüppelten Pollen erzeugt[2]). So mag fortgesetzte Mutantenkreuzung bei *Eualchimilla* allmählich die Verbildung des Pollens und Störungen im Bau des weiblichen Apparates veranlaßt haben, Wirkungen, wie sie in den Nachkommen stark verschiedener Eltern sich oft unmittelbar einstellen. Anomalien im Entwicklungsgang der Samenanlagen von Eualchimillen sind mir nur zu oft begegnet; Murbeck hat ihnen ein Kapitel in seiner ersten größeren Veröffentlichung[3]) und hierauf noch einen

1) Die Mutationstheorie, Bd. II, p. 504 und Julius Pohl, Über Variationsweite der *Oenothera Lamarckiana* (Österr. botan. Zeitschr. 1895, p. 210). — Marin Molliard sprach die Vermutung aus (Comptes rendus de l'Acad. Paris, Bd. 133, 1901, p. 550), diese Sterilität gewisser *Oenothera*-Formen in den de Vriesschen Kulturen sei durch parasitäre Einflüsse veranlaßt worden, wofür in diesem Falle aber jeder Anknüpfungspunkt fehlt.

2) a. a. O., Bd. I, p. 168, 292 und 299.

3) a. a. O., p. 34.

besonderen Aufsatz[1]) gewidmet. Auffallend stark und eingreifend fand ich diese Anomalien in den mir von R. Buser als Bastarde zugestellten Pflanzen, bei welchen sich diese Steigerung der Erscheinung auch ohne weiteres begreifen ließ.

Ich möchte annehmen, daß die durch Mutantenkreuzungen veranlaßte Sterilität der Eualchimillen auch die mittelbare Veranlassung war für die Ausbildung der apogamen Fortpflanzung, die sich bei ihnen einstellte. Der Zufluß besonderer Nährstoffe nach den jungen Samenanlagen, wie er bei den apogamen Arten in der starken Inhaltsfüllung der Zellen und Anschwellung der Kernnukleolen sich kundgibt, löste wohl solche Vorgänge aus. Da die sexuelle Keimerzeugung unterblieb, so fanden diese Nährstoffe keine Verwertung und veranlaßten schließlich eine vegetative Weiterentwicklung des Archespors und damit auch die Bildung eines vegetativen Keimes. Daß die Anlage zu solcher Apogamie auch in jenen subnivalen Alchimillen, die normalgeschlechtlich blieben, bereits vorhanden ist, dürfte eine Folge auch ihrer sehr eingeschränkten sexuellen Fortpflanzung sein.

Hat aber übermäßige Mutation sexuelle Schwächung zur Folge und ist diese bei den Eualchimillen die Veranlassung zur apogamen Fortpflanzung geworden, so fragt es sich, wie weit solchen Einflüssen eine allgemeinere Bedeutung zukommt.

Das veranlaßte mich vor allem, andere polymorphe Gattungen der Rosaceen zum Vergleich heranzuziehen.

Ich untersuchte dementsprechend einige Vertreter der Gattungen *Rubus* und *Rosa*, fand aber bei ihnen nur geschlechtliche Fortpflanzung vor.

Für *Rubus caesius* und *R. fruticosus* hatten seinerzeit Alfred Fischer[2]) und neuerdings F. Péchoutre[3]) Angaben über die Entwicklung der Samenanlagen gemacht, die annähernd auch für die anderen *Rubi* gelten. Beide Beobachter stellten das Vorhandensein mehrerer Archesporzellen in der Samenanlage fest, doch läßt Péchoutre auch mehrere Embryosackmutterzellen aus ihnen hervorgehen, während Fischer nur eine solche Mutterzelle angibt.

---

1) Über Anomalien usw. Ebenfalls schon früher zitiert, 1902.

2) Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jen. Zeitschr. Bd. XIV, 1880, p. 122.

3) a. a. O., 1902, p. 128.

Auch ich fand bei *Rubus fruticosus*[1]) eine Mehrzahl von Archesporzellen vor, die aus der Teilung entsprechend vieler hypodermaler Zellen hervorgingen. Die Epidermiszellen über ihnen hatten sich alsbald verdreifacht, die Deckzellen verdoppelt. Es war das ein ähnliches Bild, wie bei Alchimillen und ähnlich erschien auch die Verbindung des Archespors mit den tiefer gelegenen Basalzellen. In den Archesporzellen stellte sich hierauf das Synapsisstadium ein. Für gewöhnlich zeigte mehr als eine Archesporzelle diese Erscheinung; es hatte sich somit eine entsprechende Zahl von Archesporzellen zu Embryosackmutterzellen ausgebildet. Auf das Synapsisstadium folgte hier die Ausbildung einer Reduktionsspindel, also der regelrechte Vorgang. Vielfach eilte eine Embryosackmutterzelle den anderen in dieser Entwicklung voraus; es konnte unter Umständen auch die weitere Entwicklung in allen anderen Embryosackmutterzellen sistiert werden.

Zu meiner nicht geringen Überraschung zählte ich nur sechs doppelwertige Chromosomen in den Reduktionskernen (Fig. 63, 64, Taf. IV)[2]). Das war überraschend für Dikotyle, die nun mit *Rubus* auf einmal unter die mit den wenigsten Chromosomen ausgestatteten Gewächse traten. Denn unter die Sechszahl gehen auch die Monokotylen nicht hinab[3]). Die geringe Zahl chromatischer Elemente in diesen Gonotokonten mußte aber um so auffälliger erscheinen, als wir bei den benachbarten Alchimillen eben noch mit 16 und 32 bivalenten Chromosomen zu rechnen hatten. Dieselbe Sechszahl von Chromosomen wie in den Samenanlagen von *Rubus* wurde hierauf auch in seinen Pollenmutterzellen sichergestellt. Eine einzige Embryosackmutterzelle oder deren zwei, seltener mehr, teilen sich zweimal, um vier Enkelzellen zu bilden (Fig. 65, Taf. IV). Die so erzeugten Makrosporen sind in gleichem Maße befähigt, einen Embryosack zu bilden. Meist wird dieser nur in Einzahl aus einer der beiden oberen Makrosporen erzeugt; es kann aber auch die dritte und selbst die unterste dieser Zellen die bevorzugte sein. Daraus erklärt sich wohl der Widerspruch zwischen den Angaben von Alfred Fischer und Péchoutre. Beide können recht haben. — Zahlreiche Zählungen der Chromosomen in den Kernplatten vegetativer Kerne ergaben fast konstant 12 Elemente.

1) Einige Figuren illustrieren das Gesagte für den weiter zu behandelnden *Rubus biflorus*.

2) Die angeführten Figuren beziehen sich auf *Rubus biflorus*.

3) E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, a. a. O., p. 593.

Im Anschluß an *Rubus fruticosus*, das heißt, einer in hiesiger Gegend verbreiteten Form, die ich glaube so nennen zu dürfen, untersuchte ich *Rubus biflorus* aus unserem botanischen Garten. Die Veranlassung zu dieser Wahl war der Umstand, daß unser Exemplar guten Pollen nur äußerst spärlich führt. Also konnte dieses Verhalten, wenn überhaupt, Apogamie veranlaßt haben. Die Beschreibung und Abbildung von *Rubus biflorus* Buchan. in Dippels Handbuch der Laubholzkunde[1]) paßt genau auf unsere Pflanze. Die Art soll in Nepal und dem Himalaya heimisch sein. Es heißt von ihr, daß sie eine gelb-orangefarbene Sammelfrucht von der Größe der gemeinen Himbeere bilde. In unserem Garten setzt sie gemäß der geringen Zahl guter Pollenkörner, die ihre Antheren bergen, sehr schlecht an, so daß nur vereinzelte Sammelfrüchte entstehen, die unter Umständen nur ein einziges, dem gelben Blütenboden aufsitzendes, orangefarbenes Nüßchen reifen. Die in diesen Nüßchen eingeschlossenen Keime verdanken aber einer regelrechten Befruchtung ihre Entstehung. — Die Entwicklungsvorgänge in der Samenanlage laufen ebenso wie bei *Rubus fruticosus* ab. Oft bildet sich nur eine Embryosackmutterzelle aus, doch zählte ich deren bis drei (Fig. 64 a, Taf. IV). Wieder waren es sechs bivalente Chromosomen, die ich hier in den Reduktionskernen (Fig. 63, 64 b, Taf. IV), zwölf, die ich in den vegetativen Kernen zählen konnte. Sämtliche Chromosomen der letzteren pflegten gewöhnlich in der Peripherie der Spindel zu einem Kreis angeordnet zu sein. Das konnte bei Seitenansicht einer Kernspindel zunächst leicht die Vorstellung erwecken, als wenn sie in größerer Zahl in ihrer Kernplatte vertreten seien. Nach Vierteilung einer Embryosackmutterzelle, oder einiger solcher Zellen, wird dann, wie bei den andern *Rubus*-Arten, aus meist nur einer, hier vorwiegend der obersten Makrospore, der Embryosack erzeugt (Fig. 65, Taf. IV).

Schließlich dehnte ich auch noch meine Untersuchungen auf den nordamerikanischen *Rubus leucodermis* Dougl. aus. Wieder waren es die nämlichen Verhältnisse. Auch bei dieser Art studierte ich die Pollenentwicklung, um ebenfalls nur sechs bivalente Chromosomen in den Pollenmutterzellen sicher zu stellen. Zum Embryosack wird jene der vier gleichwertigen Zellen einer Längsreihe, die sich um die Zeit, da die Embryosackentwicklung zu beginnen

---

1) Bd. III, 1893, p. 520.

hat, in annähernd mittlerer Länge des Nucellus befindet. Welche der vier Zellen einer Reihe bevorzugt wird, hängt somit von den Wachstumsvorgängen im ganzen Nucellus ab. Ich verfolgte die Anlage des Eiapparates und der Gegenfüßlerinnen, die in gewohnter Weise verläuft. Leicht war es, den gequollenen und sich stark färbenden Pollenschlauch hier in der Mikropyle nachzuweisen und fand ich auch einen Spermakern im Ei, in Berührung mit dem Eikern, sowie auch den anderen an dem sekundären Embryosackkern.

Die *Rubi* führen zwei im oberen Winkel der Fruchtknotenhöhlung befestigte Samenanlagen. Die eine dieser beiden Anlagen bleibt alsbald in ihrer Weiterentwicklung zurück. Sie brachte es aber bei *Rubus leucodermis* vielfach bis zur Differenzierung des Embryosacks und der ersten Kernteilungen in seinem Innern. Meist sieht man sie als absterbendes oder schon abgestorbenes Gebilde, über der sich weiter entwickelnden Samenanlage in der Fruchtknotenhöhle.

Soweit also meine Beobachtungen reichen, bringt die Gattung *Rubus*, trotz ihrer Polymorphie, die Keime auf geschlechtlichem Wege zur Ausbildung.

Bei Untersuchung der verschiedenen *Rubi* hiesiger Gegend, die näher zu benennen ich mir nicht zutraue, stieß ich wiederholt auf mehr oder weniger mangelhaften Pollen. Doch fehlten nie gute Körner unter den schlechten, so daß die Befruchtung möglich blieb. Dazu verglich ich die letzte Bearbeitung der Gattung *Rubus* durch W. O. Focke in Ascherson-Graebners Synopsis der mitteleuropäischen Flora [1]). Dort finde ich für die *Moriferi*, welche die eigentlichen Brombeeren umfassen, die Angabe [2]): „Nicht allein die gut umgrenzten Arten, sondern auch viele Übergangsformen sind vollkommen fruchtbar und samenbeständig, aber, mit wenigen Ausnahmen, enthalten sie in ihrem Blütenstaube eine mehr oder minder beträchtliche Zahl verkümmerter oder mißgebildeter Körner. Diese Eigenschaft deutet auf Kreuzungen unter den Vorfahren vieler heutiger Arten hin. Gleichmäßig gut entwickelt sind die Pollenkörner nur bei *R. caesius*, *R. tomentosus*, *R. incanescens* und *R. rusticanus;* nahezu auch bei *R. gratus*."

Hinzugefügt sei noch, daß wir in unserm Garten nebeneinander

---

1) Bd. VI, 1902, p. 440 ff.

2) a. a. O., p. 448.

Rubus caesius, *R. Idaeus* und den Bastard von beiden, *R. caesius* × *Idaeus* kultivieren. Die beiden Eltern führen guten Pollen, der Bastard nur ganz kleine schlechte Körner[1]).

Für eine Rosenart, die *Rosa livida*, schilderte ich[2]) im Jahre 1879 die Entwicklung der Samenanlage und zu denselben Ergebnissen, wie ich sie damals gewann, führten auch die Beobachtungen von Péchoutre[3]) an *Rosa myriacantha* in Jahre 1902. Ich dehnte meine Untersuchung jetzt über einige andere Rosen aus, besonders *Rosa cinnamomea* L., *R. rubiginosa* L. und *R. canina* L. Gemeinsam kommt den Samenanlagen aller dieser Rosen die große Zahl von Archesporzellen zu, die auf Längsschnitten durch entsprechend junge Samenanlagen fächerförmig auseinanderstrahlen. Auch ist die starke Kappenbildung aus der Epidermis der Samenanlage charakteristisch für *Rosa*, so wie die reichliche Vermehrung der Deckzellen. Dadurch gelangt das archesporiale Gewebe tief in den Nucellus hinab, wo es von stärkereichen Zellen seitlich umhüllt erscheint. — Mehrere Archesporzellen werden der Regel nach zu Embryosackmutterzellen. In diesen habe ich nunmehr auch die Synapsis der Kerne (Fig. 66*a* links, Taf. IV) und die weiteren Vorgänge ihrer heterotypischen Teilung verfolgt (Fig. 66*a*, Mitte und Fig. 66*b*, Taf. VI). Denn auch bei *Rosa* vollzieht sich eine solche und leitet die Tetradenbildung ein, die Reihen von je vier Makrosporen aus den einzelnen Embryosackmutterzellen liefert. Manche Embryosackmutterzellen können, trotzdem daß ihr Kern in das Synapsisstadium eintrat, ungeteilt bleiben. — Die Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle von *Rosa* vollzieht sich mit acht Chromosomenpaaren (Fig, 66*b*, Taf. IV). Die zum Vergleich herangezogene Pollenbildung führte mir in den Pollenmutterzellen genau dieselben Kernteilungsbilder, wie in den Embryosackmutterzellen, und dieselbe Zahl bivalenter Chromosomen vor.

Somit ist auch bei dieser dikotylen Pflanze eine verhältnismäßig geringe Zahl von Chromosomen nachgewiesen. Weiter kann ich hinzufügen, daß die von Dr. Zörnig im hiesigen Institut untersuchten Leguminosen ebenfalls nur sechs Elemente in ihren Gonotokonten führten. Wie ich aus einem Referat in Nr. 5 des Botanischen Zentralblattes von diesem Jahre ersehe, hatte Wm. A.

1) Vgl. auch Focke, Die Pflanzenmischlinge, p. 118.

2) Die Angiospermen und die Gymnospermen, p. 14 und Taf. IV.

3) a. a. O., p. 122, Fig. 130—134.

Cannon[1]) schon die chromatischen Elemente in den Gonotokonten von reinen und hybriden Rassen der Erbse gezählt. Die Zahl sieben, die er nennt, weicht um ein Element von der auch bei der gewöhnlichen Erbse, *Pisum sativum*, hier gefundenen ab[2]). Bringen wir des weiteren noch in Erinnerung, daß von Mottier[3]) für die Gonotokonten von *Podophyllum*, von Merell[4]) für *Silphium integrifolium* und von Land[5]) für *Silphium laciniatum* je acht chromatische Elemente angegeben werden, und fügen hinzu, daß J. B. Overton im hiesigen Institut acht solche Elemente für zwei *Campanula*-Arten feststellte, so kommen die Dikotylen auf einmal um den Vorzug, mit besonders hohen Chromosomenzahlen allgemein bedacht zu sein.

Sowohl bei *Rubus biflorus*, als auch bei *Rosa cinnamomea* sah ich wiederholt synaptische Kernbilder in solchen Zellen, die aus geteilten Archesporzellen hervorgegangen waren, in denen man sie somit nicht zu erwarten hatte. Ich erkläre mir diese Erscheinung, wie ich es zuvor schon angedeutet habe, aus der Annahme, daß bei Vorhandensein so zahlreicher Archesporzellen der generative Reiz durch das Eintreten nur weniger von ihnen in die generative Entwicklung nicht völlig erschöpft werde.

Bei Rosen bilden sich, wie ich seiner Zeit schon angab, im allgemeinen mehrere Makrosporen zu Embryosäcken aus und zwar: fast stets aus den obersten Zellen der Reihen. Die Bevorzugung

---

1) The spermatogenesis of Hybrid Peas (Bull. of the Torrey Bot. Club, Vol. XXX, 1903, p. 519.

2) Damit gewinnen die Schlußfolgerungen, zu denen ich in meinem Aufsatz „Über Reduktionsteilung" gelangte, noch an Wahrscheinlichkeit. Ich rechnete dort mit der Möglichkeit, daß die Erbse in ihren Gonotokonten zwölf Chromosomenpaare führe, was nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung jedes siebente Mal bei der Reduktionsteilung sechs dominierende und sechs rezessive Anlagen in jedem Tochterkern vereinigen würde. Das gäbe bei Unterdrückung der rezessiven Anlagen durch die dominierenden eine Verschiebung in den Nachkommen zugunsten der dominierenden um über 14%. Da die Erbse nur sechs Chromosomenpaare in den Gonotokonten führt, so würde jedes vierte Mal sich bereits Gleichheit der dominierenden und rezessiven Anlagen in einem Tochterkern ergeben und die Verschiebung zugunsten des dominierenden Merkmals könnte sich auf 25% belaufen. Das entspricht der durch Erfahrung gewonnenen Spaltungsformel bei den Nachkommen: 1 DD + 2 DR + 1 RR, nicht. Das Verhalten spaltender Monohybriden der Erbsen fällt also noch entschiedener für die Ungleichwertigkeit der einzelnen Chromosomen ins Gewicht, als ich es bereits angenommen hatte.

3) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIII, 1885, p. 109.

4) Bot. Gazette, Bd. 29, 1900, p. 99.

5) Bot. Gazette, Bd. 30, 1900, p. 1.

dieser obersten Zellen erklärt sich aus dem Umstande, daß hier ein so hoher Aufbau von Zellen das Archespor deckt. Ausnahmen von dieser Bevorzugung kommen übrigens, wie Péchoutre bereits bemerkte[1]), vor, und und es kann die zweite, dritte, ja selbst die unterste Zelle einer Reihe zum Embryosack werden. Bei der von mir untersuchten *Rosa rubiginosa* gelangte meist mehr als ein Embryosack zur Ausbildung; bei *Rosa myriacantha* konnte Péchoutre fast stets zwei fertige Embryosäcke nachweisen.

Den Blütenstaub fand ich bei den von mir untersuchten Sträuchern von *Rosa canina*, *R. pimpinellifolia*, *R. cinnamomea*, *R. moschata* Mill. gut ausgebildet; nur zur Hälfte gut bei *R. rubrifolia* Vill, nur wenige normale Körner bei *R. glutinosa* S. et S. Die meisten Angaben über verbildeten Pollen in dieser Gattung beziehen sich auf wirkliche und vermeintliche Bastarde. W. O. Focke[2]) gibt an, daß von den europäischen Rosen *R. cinnamomea* L., *R. pimpinellifolia* L., *R. alpina* L., *R. Gallica* L., *R. arvensis* Huds. und *R. sempervirens* L. ausschließlich wohlgebildeten Pollen besitzen. Die beständigeren und weiter verbreiteten europäischen Arten, in deren Blütenstaub sich zahlreiche mißgebildete Körner finden, fügt Focke hinzu, gehören sämtlich in die Sekt. *Canineae* Christs. Unter den zahlreichen Formen dieser Sektion lassen sich vier Haupttypen unterscheiden, als deren Repräsentanten *R. tomentosa* Sm., *R. rubiginosa* L., *R. canina* L. und *R. rubrifolia* Will. betrachtet werden können. — Keinesfalls ist somit in der Gattung *Rosa* die Verbildung des Pollens soweit fortgeschritten, daß die Befruchtung der wilden Formen dadurch ernstlich gefährdet würde.

Der Polymorphismus in der Gattung *Rubus* und *Rosa* hat also bisher nur zum Teil die Qualität des Pollens beeinflußt und eine Verbildung der Samenanlagen nicht zur Folge gehabt. Die *Rubi* und *Rosae* sind normal sexuell geblieben und so fehlten bei ihnen die Bedingungen, die zur apogamischen Fortpflanzung hätten führen können. Es folgt aber aus ihrem Verhalten, daß von einer Verallgemeinerung der Vorstellung, daß starke Mutation stets Geschlechtsverlust bedingen, beziehungsweise auch apogame Fortpflanzung veranlassen müsse, abzusehen sei.

Auch die überaus vielgestaltige *Draba verna* L., von der

---

1) a. a. O., p. 123.

2) Die Pflanzen-Mischlinge, 1881, p. 134.

A. Jordan[1]) bis 200 Spezies unterschieden hat, ist in allen ihren Vertretern normal geschlechtlich geblieben. F. Rosen[2]) hat festgestellt, daß bei diesen Pflanzen Selbstbestäubung „durchaus die Regel ist“, was die Erhaltung der durch Mutation entstandenen Formen wesentlich gefördert hat. Damit fiel in gleichem Maße die Mutantenkreuzung hinweg, was möglicher Weise dazu beitrug, daß sich Sterilität nicht einstellte. Auch die zahlreichen Formen von *Viola tricolor* (L.)[3]) und die etwas weniger zahlreichen von *V. arvensis* Murr. und *alpestris* (D. C.) Wittr. haben in ihrem Geschlechtsapparat bisher nicht gelitten. Ihr Pollen scheint gut zu sein, soweit es sich nicht um Bastarde handelt.

Trotzdem wäre der Schluß, daß die bei *Eualchimilla* eingetretenen Veränderungen nicht die Folge übermäßiger Mutation seien, sicher verfrüht. Es findet vielmehr die Vorstellung, daß dem so sei, in dem Verhalten von *Taraxacum* und von *Hieracium* eine wichtige Stütze. Denn beiden Gattungen ist mit dem hochgradigen Polymorphismus auffälliger Weise auch dieselbe Sterilität und die gleiche Art apogamer Fortpflanzung wie bei Eualchimillen gemeinsam.

Von S. Korschinsky[4]) wird „verminderte Fruchtbarkeit, die sich manchmal bis zu einer völligen Zerrüttung des Sexualsystems steigert“ sogar „als eine allgemeine, mit der Art und Weise ihrer Entstehung selbst verknüpfte Eigenschaft der heterogenetischen Variation“ betrachtet.

Wenn aber übermäßige Mutation die Sterilität fördern sollte, so würde sie das Fortbestehen der betroffenen Art gefährden. Apogame Fortpflanzung stellt sich als Aushilfe in bestimmten Fällen ein, doch auch sie dürfte Rettung wohl nur für eine phylogenetisch begrenzte Zeitdauer bringen, da die apogame Art aller der Vorteile verlustig geht, welche die geschlechtliche Fortpflanzung mit sich bringt.

Die Eualchimillen können, phylogenetisch betrachtet, noch

---

1) Remarques sur le fait de l'existence en societé à l'état sauvage des espèces végétales affines, Lyon 1875.

2) Systematische und biologische Beobachtungen über *Erophila verna* (Bot. Ztg., 1889, p. 608).

3) Vgl. Veit Brecher Wittrock, *Viola*-Studien I (Acta Horti Bergiani, Bd. II, Stockholm 1897, p. 5 ff.).

4) Heterogenesis und Evolution (Flora, Bd. 89, Ergänzungsband zum Jahrgang 1901, p. 350).

nicht lange apogam sein. Dafür spricht der noch gut erhaltene Bau ihrer Antherenwandungen und ihrer Narben, das Vorhandensein noch sexuell fertiler subnivaler Arten, die Einschränkung, soweit ich ermitteln konnte, der Apogamie auf die Vertreter der europäischen Flora.

Über das Formverhältnis unserer Eualchimillen zu einander in verschiedenen Höhenregionen der Alpen hat sich Herr Buser in einem besonderen Aufsatz geäußert[1]). Er knüpfte dabei auch an die Untersuchungen an, welche C. de Candolle[2]) über den Bau der Gefäßbündel dieser Pflanzen veröffentlicht hatte. R. Buser weist zunächst darauf hin, daß diejenigen Charaktere, die bisher für die exquisit subnivale *A. fissa* Günth. & Schum. (= *A. glaberrima* Schmidt) als spezifisch galten, dieser Art nicht ausschließlich angehören, sondern sich bei der Mehrzahl der hochalpinen Arten, in allen Gruppen der Eualchimillen wiederfinden. Je exklusiver subnival eine Art ist, um so ausgeprägter ist diese fissiforme Gestaltung. Zwischen mehreren Arten der tieferen und der subnivalen Regionen besteht sodann ein so enger Parallelismus der Form, eine so weitgehende Übereinstimmung der Merkmale, daß sie sich allein oder fast allein nur durch die fissiforme Ausbildung unterscheiden, und daß man sie, von einem allgemeinen Gesichtspunkte aus, in eine einzige Art vereinigen könnte, von doppeltem regionalen Gepräge. Die stark gespaltene *A. pentaphylla* stellt den extremsten Ausdruck dieses allgemeinen regionalen Typus vor, ohne ihrerseits Parallelformen in den tieferen Regionen zu besitzen. Sollten solche existiert haben, so bestehen sie jetzt nicht mehr. Die Annahme, daß diese fissiformen Gewächse nur Standortmodifikationen darstellen sollten, wird durch den Umstand widerlegt, daß sie gelegentlich tiefer hinabsteigen, ohne ihre Charaktere einzubüßen, daß sie gar nicht selten mit ihren montanen Parallelformen zusammen unter absolut gleichen Existenzbedingungen vorkommen, und daß sie ihr Aussehen auch nach der Übertragung in die Ebene behalten, abgesehen von einem gewissen kulturellen Habitus, gegen welchen sie innerhalb gewisser Grenzen ihre ursprüngliche Kleinheit eintauschen. In C. de Candolles Untersuchung des Gefäßbündels im Alchi-

---

1) Sur les Alchimilles subnivales, leur ressemblance avec l'A. glabra Poir. (fissa Guenth. et Schum.) et leurs parallelismes avec les espèces des regions inférieures (Bull. de l'Herbier Boissier, Bd. II, 1894, p. 34).

2) Contribution à l'étude du Genre *Alchimilla* (Bull. d. l'Herb. Boiss., Bd. I, 1893, p. [485]).

millenblatte hat **Busers** Vorstellung über die Beziehung der Arten zu einander eine interessante Stütze gefunden. C. de Candolle stellte fest, und ich konnte seine Angaben nur bestätigen, daß die Gefäßbündel, welche die Blattstiele und die Mittelnerven der Lamina der Alchimillen durchziehen, entweder „konzentrisch“ oder „kollateral“ gebaut erscheinen. Den subnivalen Arten nun, ob sie zu den *Alpinae*, *Pubescentes*, *Calicinae* oder *Vulgares* gehören, kommen Gefäßbündel von kollateralem Aussehen zu. Die robusteren Arten der Bergregion führen „konzentrisch“ ausgestattete Gefäßbündel; Arten mittlerer Größe, welche die intermediären Höhen bewohnen, weisen „konzentrisch“ gebaute Gefäßbündel im Blattstiel, kollateral gebaute im Mittelnerv auf. Auch fand C. de Candolle, daß die Blätter der aus Samen erzogenen Keimpflanzen, die äußerlich in der Gestalt der Blattlappen und Blattzähne den subnivalen Arten ähneln, auch in der Ausbildung kollateral gestalteter Gefäßbündel mit ihnen übereinstimmen. Von diesem Gesichtspunkte aus, meint R. Buser, sind die subnivalen Arten (von fissiformem Aussehen und mit kollateralen Blattbündeln) als jene anzusehen, die sich am wenigsten von dem primitiven Zustande und auch dem Keimungszustande entfernt haben, einem Zustand, den die Arten der tieferen Regionen (mit „konzentrisch“ ausgebildeten Gefäßbündeln) rasch in ihrer Entwicklung überwinden. So stellen die eigentlichen alpinen Arten einen alten primitiven Typus, jene der tieferen Regionen einen rezenteren, fortentwickelten dar.

Für diese Auffassung spricht in schwerwiegender Weise auch die Fortpflanzungsart der Eualchimillen. Die subnivalen Arten sind es, denen die ursprünglichen sexuellen Einrichtungen noch zukommen, während die Eualchimillen tieferer Regionen die abgeleiteten apogamen Verhältnisse zeigen. Selbst in denjenigen Gruppen der Eualchimillen, die nur noch apogame Vertreter aufweisen, ist der Pollen der subnivalen Arten vielfach weniger rückgebildet.

Recht interessant sind die schon erwähnten Unterschiede, welche C. de Candolle im Bau der Gefäßbündel von Eualchimillen verschiedener Höhenregionen nachweisen konnte und die ihn zur Unterscheidung eines „konzentrischen“ und eines kollateralen Typus veranlaßten. Tatsächlich handelt es sich, wie auch C. de Candolle schon erkannte, in allen diesen Fällen nur um kollaterale Gefäßbündel[1]). Die „konzentrische“ Anordnung der Elemente

1) Daher es unzutreffend ist, daß sie Bonygues (Act. Soc. Linn., Sér. VI, Bd. V, 1900, p. LVIII u. p. CXLVII) neuerdings als Stelen bezeichnet.

ist dadurch zustande gekommen, daß sich das kollaterale Gefäßbündel gewissermaßen nach innen einrollte. So schlossen sich Gefäßteil und Siebteil zum Ringe zusammen. Wurde etwas Grundgewebe in den Ring mit eingeschlossen, so bildete es eine Art Mark in dessen Innern. Intermediäre Zustände, bei welchen der Zusammenschluß der Gefäßbündelränder weniger vollkommen ist und ein mehr oder weniger breiter Streifen aus Grundgewebe letztere noch trennt, geben Aufschluß über den Weg, den die phylogenetische Entwicklung einschlug, um von der kollateralen zu der konzentrischen Form der Ausbildung zu gelangen[1]).

Sollten die Eualchimillen jetzt noch mutieren, so könnte dies nur auf vegetativem Wege geschehen, durch Vermittelung von Ausläufern und der apogam erzeugten Samen. Tatsächlich findet eine solche Mutation nicht mehr statt, es zeichnen sich vielmehr die vorhandenen Arten, wie von verschiedenen Seiten schon hervorgehoben wurde, durch große Beständigkeit ihrer auch noch so unbedeutenden Merkmale aus. Herr Buser konnte mir nur zwei auf Behaarung bezügliche Beispiele unvermittelter Variation aus dem weiten Gebiete seiner Erfahrungen anführen. Sie betrafen *A. tenuis* Bus. und *A. pratensis* Schmidt. *A. tenuis* hat wagerecht abstehende Behaarung. Auf dem Salève bei Genf findet sich an einer Stelle wo die typische Art häufig vorkommt, eine ziemlich zahlreiche aber lokal beschränkte Kolonie von Stöcken mit anliegender Behaarung (var. *sericans*), sonst vom Typus nicht weiter verschieden. Der gleiche Fall bietet sich bei *A. pratensis* dar. Einzeln vorkommende Exemplare mit anliegender Behaarung wurden von R. Buser unter massenhaften Vertretern des Typus beobachtet in den Waadtländer (Lavarraz) und Berner Alpen (Gemmi ob Kandersteg). Entsprechende Herbarexemplare sah R. Buser auch aus den Seealpen. Er bemerkt weiter zu diesen Fällen: Anliegende oder abstehende Behaarung ist sonst ganzen Artkomplexen konstant eigen. — Ich habe die in Betracht kommenden Pflanzen mikroskopisch untersuchen können. Beide Arten gehören zu den *Vulgares*. Sowohl bei *A. tenuis typica*, als bei *A. pratensis typica* kommt die wagerechte Stellung der Haare dadurch zustande, daß die Insertionsstelle des Haares, d. h. dessen Fuß schräg abwärts gestellt wird. Wie ganz allgemein bei Alchimillen, sind auch bei dieser Art die Haare einzellig. Über der schmalen Epidermis-

1) Alle Verschiedenheiten des Verhaltens hat C. de Candolle in einer übersichtlichen Tabelle zusammengestellt (a. a. O., p. 492).

zelle nun, die ihrer ganzen Weite nach zu dem verhältnismäßig langen, ziemlich stark verdickten, sich allmählich zuspitzenden Haare auswächst, drängt sich die hypodermale Zellschicht etwas vor, und veranlaßt eine entsprechende Vorwölbung der sie deckenden Epidermis. Durch diese Vorwölbung gelangt der Fuß des Haares in eine abwärts geneigte Lage. Das Haar müßte entsprechend abwärts gerichtet sein, wenn es nicht eine Umbiegung an seiner Austrittsstelle ausführte. Durch diese Umbiegung wird es in eine wagerecht abstehende Stellung gebracht. — Bei den beiden in Betracht kommenden Arten unterbleibt nun in der Form *sericans* die Anschwellung über den Haarinsertionen. Der Fuß des Haares behält seine wagerechte Lage; da aber das Haar bei seinem Austritt dieselbe Auswärtsbiegung wie bei der typischen Form vollzieht, so wird es zu einem anliegenden. In beiden Fällen handelt es sich somit in der Form *sericans* im de Vrieschen Sinne[1]) um retrogressive Mutation, um Latentwerden einer vorhandenen Eigenschaft und da die Mutanten sich nur in einer einzigen Eigenschaft von ihrer Ursprungsart unterscheiden, so wären sie, mit de Vries, als Varietät ihr unterzuordnen. — Im allgemeinen sei hinzugefügt, daß ich bei den *Vulgares* und *Pubescentes*, soweit ich sie untersuchte, die Umbiegung der Haare, wo vorhanden, weniger scharf, das heißt abgerundeter als bei den *Alpinae* fand. Als Art mit derbster und steifster, manchmal fast stechender und schon abwärts gerichteter Behaarung erhielt ich von Herrn Buser die zu den *Vulgares* gehörende *A. strigosula* Bus. vom Salève zuerteilt. Ihre Haare sind wie die der andern Arten gestaltet, gehören aber zu den stärkst verdickten, deren Lumen in ihrer oberen Hälfte ganz schwindet. Das wagerechte Abstehen wird durch eine ebensolche Anschwellung über der Haarinsertion und Schrägstellung des Fußes, wie bei den typischen Formen von *tenuis* und *pratensis*, bedingt. Die Epidermiszellen, die das vorspringende Kissen über der Haarinsertion bilden, sind etwas stärker verdickt als gewöhnlich. Je nach der stärkeren oder schwächeren Ausbildung des Kissens über dem Haar richtet sich auch bei andern Arten der Grad seines Abstehens.

Im Gegensatz zu jenen besondern Formen von *A. tenuis* und *pratensis*, die als Mutanten aufzufassen waren, ist der „Truncata-Status" der Alchimillen, wie ihn R. Buser nennt[2]), nur eine pathologische Erscheinung. Er stellt eine Hemmung der Entwicklung

1) Die Mutationstheorie, Bd. I, p. 455, 456.

2) Bull. de l'Herb. Boissier, Bd. II, p. 40.

vor, durch welche die Pflanze klein und ärmlich wird und infolgedessen ein verändertes Aussehen zeigt.

Während die Alchimillen die Mutationsperiode hinter sich haben, diese es sogar wohl war, die infolge ihrer übermäßigen Stärke sie um ihre sexuelle Potenz brachte, erwägt C. H. Ostenfeld[1]) die Möglichkeit einer Fortdauer der Artenbildung bei den ebenfalls apogamen Hieracien. Er wird auf diesen Gedanken durch die Angaben über das spontane Auftreten und die willkürliche Erzeugung neuer „Bastarde“ in dieser Gattung gebracht. Da sich nun die ganze Gattung, so weit die Versuche bis jetzt reichen, als apogam erwies, so liegt es nah, an Mutation zu denken, um die Entstehung der als Bastarde gedeuteten neuen Formen sich begreiflicher zu machen. An sich erscheint die Möglichkeit der Fortdauer der Mutation bei Hieracien nicht ausgeschlossen. Denn es ist durchaus nicht bewiesen, daß diese mit Eintritt des Geschlechtsverlustes ihr Ende nehmen müsse. Sie könnte freilich weiterhin nur auf vegetativem Wege sich äußern. Auch für die so formenreiche Gattung *Caulerpa*, für welche keine andere Art der Fortpflanzung bekannt ist als Ablegerbildung, faßte Reinke schon die Möglichkeit ins Auge, daß deren Artenbildung durch Stockvariation erfolgt sei, nach Eintritt von Apogamie und Aposporie[2]). An einwandfreien Beweisen dafür, daß durch Knospenvariation entstandene vegetative Mutationen auch durch Samen vererbt werden könnten, fehlte es bis vor kurzem vollständig. Das hing damit zusammen, daß sich der Versuch dieser Aufgabe nicht bemächtigt hatte, es außerdem an unseren Kulturgewächsen, bei welchen Knospenvariation fast ausschließlich bis jetzt Beachtung fand, im Einzelfalle schwer hält, zu entscheiden, ob es sich nicht vielleicht nur um Knospen-Atavismus oder um Bastardspaltungen handle[3]). Insofern ist ein Fall von Interesse, über den R. von Wettstein berichtet hat. Er fand bei Prag an *Sedum reflexum* einen fasziierten Seitenast, der vermehrt wurde, blühte, durch Selbstbefruchtung Samen erzeugte und aus diesen „prachtvoll fasziierte Exemplare“ ergab[4]).

---

1) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, p. 380.

2) Über *Caulerpa*. Ein Beitrag zur Biologie der Meeres-Organismen (Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Abteilg. Kiel, Neue Folge, Bd. 5, Heft I, 1899, p. 88).

3) De Vries, Die Mutationstheorie, Bd. II, p. 680.

4) Neubildung von Formen im Pflanzenreich (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1900, p. [192]).

Dem Eintritt einer solchen apogamen Fortpflanzung, wie sie uns bei Alchimillen, *Taraxacum*, *Hieracium* entgegentrat, braucht aber Geschlechtsverlust nicht immer vorauszugehen, ja es stellt sich die apogame Fortpflanzung, wenn überhaupt, vielleicht in allen Fällen schon früher ein, wenn die sexuelle Fortpflanzung zwar noch nicht erloschen ist, wohl aber bereits eine Schwächung erfuhr. Dafür sprechen auch die Vorstellungen, zu welchen wir betreffs der noch sexuell potenten, aber sehr wenig fertilen subnivalen Alchimillen aus der Gruppe der *Alpinae* gekommen waren, welche, so scheint es, bereits latent die Anlage zur Apogamie führen. Demgemäß kann auch, wie *Thalictrum purpurascens* und *Antennaria alpina* uns lehren, die apogame Fortpflanzung von einer Trennung der Geschlechter ausgehen. Diese hat bei den genannten beiden Pflanzen die Bestäubung erschwert, und dadurch ähnliche Bedingungen geschaffen, wie sie in andern Fällen die Verbildung des Pollens mit sich bringt. Bei *Antennaria alpina*[1]) sind die männlichen Individuen so selten geworden, daß dieses dem Fehlen von befruchtungsfähigem Pollen völlig gleichkommt. Bei *Thalictrum pupurascens* konnte J. B. Overton[2]) öfters eine örtliche Trennung der männlichen und weiblichen Individuen feststellen, was zu entsprechenden Wirkungen führte, ohne übrigens einen vollen Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung bisher zu veranlassen. Ja, *Thalictrum purpurascens* ist in dieser Beziehung besonders interessant, weil es uns die Erscheinung der ovularen Apogamie in ihrem Werden vorführt[3]). Die parthenogenetische Fortpflanzung der *Chara crinita*[4]) mag auch durch Diöcie ausgelöst worden sein, wobei es sich frägt, ob es in diesem Falle sich auch um oogene Apogamie, oder um echte Parthenogenesis, das heißt, die Keimentwicklung aus einem Ei mit reduzierter Chromosomenzahl handelt. Daß ebensowenig, wie starke Mutation, auch Diöcie stets zur Apogamie führt, das lehren uns alle jene diöcischen Pflanzen, die ohne Bestäubung keinen Samen ansetzen, unter andern *Thalictrum dioicum*, letzteres ungeachtet des von seiner nahen Ver-

1) Juel, a. a. O., p. 11.

2) Nach mündlicher Mitteilung.

3) Vgl. J. B. Overton, Bot. Gaz., Bd. XXXIII, 1902, p. 363 und Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, p. 274.

4) A. Braun, Parthenogenesis, Abh. d. Berl. Akad., 1856, p. 337; A. de Bary, Botan. Zeitung 1872, p. 737, und Zur Keimungsgeschichte der Charen, Botan. Zeitung 1875, p. 379.

wandten eingeschlagenen Weges. Zu *Thalictrum dioicum* bemerkte mir J. B. Overton, daß er stets dessen männliche und weibliche Individuen untermischt vorfand, sich somit für diese Art wohl kein Notstand der Befruchtung einstellte. Unter allen Umständen wird es von großem Interesse sein, nach weiteren Fällen von Apogamie sowohl in sehr polymorphen Gattungen, als auch bei diöcischen Pflanzen zu suchen.

Daß durch Geschlechtsverlust als solchen durchaus nicht immer Apogamie ausgelöst zu werden braucht, das zeigen uns auch die sterilen Bastarde. Bei ihnen ist der Geschlechtsverlust jedenfalls aber auch zu unvermittelt, um eine solche allmählich werdende Erscheinung veranlassen zu können.

Aus der Tatsache, daß die Gattung *Rubus* nur sechs, die Gattung *Rosa* nur acht chromatische Elemente in den Kernen ihrer Gonotokonten führt, geht weiter hervor, daß die phylogenetischen Vorgänge, welche zu einem starken Polymorphismus führen, nicht notwendigerweise auch eine Steigerung der Chromosomenzahl bedingen. Zu dieser Annahme könnte man nämlich geneigt sein bei einseitiger Kenntnis nur solcher Fälle, wo die polymorphe Gattung durch hohe Chromosomenzahlen ausgezeichnet ist. Schon bei Eualchimillen sahen wir uns einer doppelt so hohen Zahl von Chromosomen als bei den *Aphanes* gegenübergestellt, 32 statt 16 bivalente Elemente in den Gonotokonten. Bei *Taraxacum* zählte Juel 20 bis 30 Chromosomen in den apogamen Anlagen, während für die vegetativen Kerne einer Komposite im Anschluß an die von Merrel und Land bei *Silphium* gefundenen Zahlen, vielleicht nur 16 sich erwarten ließen. Noch mehr war das Verhalten von *Antennaria alpina* dazu angetan, den Gedanken anzuregen, daß hohe Chromosomenzahlen zur Apogamie anregen. Sehr zahlreiche Chromosomen könnten ja möglicherweise den regelrechten Ablauf der heterotypischen Teilung erschweren und so vegetative Tendenzen auslösen. In der Tat ist es auffällig, daß *Antennaria alpina* über doppelt so viel Chromosomen in ihren Kernen wie *Antennaria dioica* verfügt, wobei die Zahl dieser Chromosomen auf 40 bis 50 steigt. Hier könnten auch die Eualchimillen mit ihren 64 Chromosomen in den vegetativen Kernen herangezogen werden. Doch auch *Thalictrum purpurascens* wird apogam, ungeachtet es nur über die bescheidene Zahl von 24 Chromosomen in ihren Geweben verfügt.

Zusammenfassung.

In den Pollenmutterzellen der Eualchimillen weist die Reduktionsteilung 32 bivalente Chromosomen auf.

Einige subnivale Eualchimillen bilden noch normalen Pollen aus.

In den Samenanlagen der apogamen Eualchimillen tritt eine Archesporzelle oder einige solche Zellen in den Zustand von Embryosackmutterzellen ein. Ihr Kern durchläuft die Prophasen der Reduktionsteilung bis zu dem Zustand der Synapsis. Hierauf ändert die Embryosackmutterzelle ihre Entwicklungsrichtung, sie wird vegetativ; ihr Kern geht aus der Synapsis in den typischen Teilungsvorgang über, statt die Reduktionsteilung fortzusetzen.

Die aus einer so veränderten Archesporzelle entstandenen Teilungsprodukte verdanken somit nicht einem generativen, sondern einem vegetativen Vorgange ihre Entstehung. Sie können nicht als Anfang einer neuen Generation, als Makrosporen, gelten, vielmehr sind sie Gewebszellen ihres Elters. Die eingeschlagene Entwicklung ist eine apogame.

Die aus jenen Gewebszellen sich bildenden Embryosäcke führen somit in ihrem Eiapparat ein apogames Ei, das einen Kern mit vegetativer Chrosomenzahl enthält. Apogam entwickelt sich weiter aus diesem Ei der Keim.

Jene subnivalen Eualchimillen, welche normalen Pollen besitzen, bilden auch in ihren Samenanlagen, auf dem Wege der Reduktionsteilung, aus ihrer Embryosackmutterzelle Makrosporen. Der aus einer Makrospore sich bildende Embryosack enthält in seinem Eiapparat ein generatives Ei mit reduzierter Chromosomenzahl im Kern und verlangt für die Keimbildung die Befruchtung, welche auch erfolgt.

Auch die normal geschlechtlich verbliebenen Eualchimillen sind chalazogam.

Einige geschlechtlich normale subnivale Eualchimillen bilden untereinander Bastarde.

Die Annahme liegt nah, daß übermäßige Mutation die Schwächung der geschlechtlichen Potenz der Eualchimillen veranlaßte und durch den Ausfall der Befruchtung die Anregung zur apogamen Fortpflanzung gab.

Rubus und *Rosa* sind bis jetzt trotz ihres starken Polymorphismus normal geschlechtlich geblieben. Ihre Embryosackmutterzelle leitet mit Reduktionsteilung die Bildung der Makro-

sporen ein. Das Ei in dem Eiapparat ihrer Embryosäcke ist ein generatives.

Auch Diöcie hat in manchen Fällen den Anstoß zur Ausbildung apogamer Fortpflanzung gegeben, weil durch Trennung männlicher und weiblicher Individuen Befruchtungsmangel sich einstellte.

Figuren-Erklärung.

Die sämtlichen Bilder wurden nach Mikrotomschnitten ausgeführt. Zur Fixierung kamen Chrom-Osmium-Essigsäure und Alkohol-Eisessig in Anwendung, letzterer vorwiegend. Die Färbung erfolgte mit Safranin-Gentianaviolett-Orange.

Fig. 52 ist 90 mal, die meisten Bilder sind 375 mal vergrößert, die übrigen 1500 mal.

Tafel I.

Fig. 1—7: *Alchimilla arvensis* L.

Fig. 1. Pollenmutterzelle im Zustand der Diakinese. Die bivalenten Chromosomen bei verschiedener Einstellung eingetragen. Vergr. 1500.

Fig. 2 und 3. Pollenmutterzellen mit der heterotypischen Kernspindel in Seitenansicht. Vergr. 1500.

Fig. 4. Kernplatte in Polansicht. Vergr. 1500.

Fig. 5. Heterotypische Kernspindel der Embryosackmutterzelle. Vergr. 1500.

Fig. 6. Vegetative Kernspindel in einer Zelle des Nucellus. Vergr. 1500.

Fig. 7. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen in einer der beiden Zellen eines zweizelligen Keimes. Vergr. 1500.

Fig. 8—27: *Alchimilla speciosa* Bus.

Fig. 8. Junges Antherenfach nach Anlage des Archespors. Vergr. 1500.

Fig. 9 und 10. Kerne einer Pollenmutterzelle in Synapsis. Vergr. 1500.

Fig. 11. Pollenmutterzelle in Diakinese. Vergr. 1500.

Fig. 12. Pollenmutterzelle mit heterotypischer Kernspindel. Vergr. 1500.

Fig. 13. Kernplatte der heterotypischen Kernspindel in Polansicht. Vergr. 1500.

Fig. 14. Zweiter Teilungsschritt der Pollenmutterzelle; in der einen Zelle die Kernspindel in Seitenansicht, in der andern die Kernplatte in Polansicht. Vergr. 1500.

Fig. 15. Junges Pollenkorn, nach erfolgter Zweiteilung. Vergr. 1500.

Fig. 16—20. Aufeinander folgende Zustände der Samenanlage. In Fig. 20 Wucherung der Basalzelle, die sich abnorm vergrößert hat und eine größere Anzahl von Zellkernen führt. In Fig. 18*b* die rechts im Archespor von 18*a* gelegene Kernspindel, in Fig. 19*b* ein in Teilung begriffener Nucellarkern von 19*a*, stärker vergrößert. Vergr. von 16, 17, 18*a* und 19*a* = 375, von 18*b* und 19*b* = 1500.

Fig. 21*a*. Nucellus mit gestreckter Archesporzelle. Ihr Kern 21*b* aus der Synapsis in den vegetativen Knäuel übergegangen, in einer links hiervon gelegenen Enkelzelle des Archespors ein Zellkern 21*c* in synapsisartigem Zustand. Vergr. von 21*a* = 375, von 21*b* und *c* = 1500.

Tafel II.

Fig. 22*a*. Nucellus einer nächst älteren Samenanlage. In einer gestreckten, bisher ungeteilten Archesporzelle eine vegetative Kernspindel. In 22*b* dieselbe stärker vergrößert. Vergr. von 22*a* = 375, von 22*b* = 1500.

Fig. 23*a*. Vegetative Kernspindel in der Tochterzelle einer gestreckten Archesporzelle. In 23*b* stärker vergrößert. Vergr. von 23*a* = 375, von 23*b* = 1500.

Fig. 24. Synapsisartige Zustände in verschieden abgeleiteten Zellen des Archespors. Vergr. 375.

Fig. 25. Die unterste Zelle der zentralen Reihe beginnt zur Embryosackanlage anzuschwellen. Rechts davon die unterste Zelle einer Reihe zerdrückt, die darübergelegene mit zwei Kernen ohne zwischenliegende Scheidewand. Vergr. 375.

Fig. 26. Vorletzte Zelle einer Reihe zur Embryosackanlage anschwellend, eine Zelle der mittleren Reihe zerdrückt, die oberste Zelle der den Embryosack erzeugenden Reihe mit synapsisartigem Kern. Vergr. 375.

Fig. 27. Zwei übereinander liegende, wohl derselben Zellreihe angehörende Zellen zu Embryosackanlagen anschwellend. Vergr. 375.

Fig. 28—40: *Alchimilla splendens* Christ.

Fig. 28 und 29. Aufeinander folgende Entwicklungszustände junger Samenanlagen. In Fig. 29*b* der Kern der gestreckten Archesporzelle von 29*a*. In Fig. 29*c* die Kernplatte einer Integumentzelle aus derselben Samenanlage wie 29*a* in Polansicht. Vergr. von 28 und 29*a* = 375, von 29*b* und 29*c* = 1500.

Tafel III.

Fig. 30*a*. Späterer Zustand. In der unteren Zelle der mittleren Reihe eine vegetative Kernspindel. In 30*b* diese stärker vergrößert. Vergr. von 30*a* = 375, von 30*b* = 1500.

Fig. 31. In der unteren Zelle der mittleren Zellreihe vier Kerne, ohne Scheidewandbildung. Verfrühte Neigung zur Embryosackanlage. Vergr. 375.

Fig. 32. Die unterste Zelle der mittleren Zellreihe schwillt als Embryosackanlage an. Vergr. 375.

Fig. 33. Gestreckte Samenanlage. Die unterste Zelle der mittleren Zellreihe sich zum Embryosack entwickelnd, die übrigen Zellen aller Zellreihen des Archespors im Absterben begriffen. Vergr. 375.

Eig. 34*a*. Eine zweikernige Embryosackanlage, die beiden Kerne im Spindelstadium. In 34*b* der obere Kern stärker vergrößert. Vergr. 34*a* = 375, 34*b* = 1500.

Fig. 35. Der obere Teil eines fertigen Embryosackes mit Eiapparat und den aneinander haftenden Polkernen. Vergr. 375.

Fig. 36. Der Eiapparat eines andern Embryosackes. Vergr. 375.

Fig. 37. Eine abnorm gestreckte Keimanlage, darunter die beiden aneinander haftenden, noch nicht in Teilung getretenen Polkerne. Vergr. 375.

Fig. 38*a*. Eine ältere Keimanlage. In 38*b* Kernspindel aus einer inneren Zelle dieses Keims; in 38*c* ein Teilungszustand aus einer peripheren Zelle. Vergr. von 38*a* = 375, von *b* und *c* 1500.

Fig. 39. Eine Kernspindel aus dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosacks, kurz nach der Trennung der Tochterchromosomen. Vergr. 1500.

Fig. 40. Eine dreipolige Kernspindel aus dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosacks. Vergr. 1500.

Fig. 41 und 42: *Alchimilla fallax* Bus.

Fig. 41. Zwei im Spindelstadium befindliche Kerne aus dem unteren Ende der Embryosackanlage. Letzter Teilungsschritt. Vergr. 1500.

Tafel IV.

Fig. 42. Erste Teilung des Eikerns. Kernspindel. Vergr. 1500.

Fig. 43—57: *Alchimilla pentaphylla* L.

Fig. 43. Pollenmutterzelle in Diakinese. Die Doppelchromosomen eingetragen, soweit sie an der oberen Fläche und den Seiten des Kerns bis zu seiner mittleren Einstellung sichtbar wurden. Vergr. 1500.

Fig. 44. Die Reduktionsspindel der Pollenmutterzelle. Vergr. 1500.

Fig. 45. Junges Pollenkorn nach Anlage der generativen Zelle. Vergr. 1500.

Fig. 46. Junge Samenanlage; der Kern der Embryosackmutterzelle in Diakinese. Vergr. 375.

Fig. 47. Die Reduktionsspindel der Embryosackmutterzelle. Vergr. 1500.

Fig. 48. Die drei oberen Zellen einer Tetrade, die aus derselben Embryosackmutterzelle hervorging, in Desorganisation und Verdrängung. Vergr. 375.

Fig. 49*a* und *b*. Zweikernige Embryosackanlage, beide Kerne im Spindelstadium; in *b* der obere Kern stärker vergrößert. Vergr. von *a* = 375, von *b* = 1500.

Fig. 50. Der letzte Teilungsschritt im oberen Ende der Embryosackanlage. Vergr. 1500.

Fig. 51. Der obere Teil eines überreifen Embryosackes. Das Ei blieb unbefruchtet. Vergr. 375.

Fig. 52. Oberes Griffelende mit der Narbe. Auf dieser gekeimte Pollenkörner. Vergr. 90.

Fig. 53. Die Befruchtung. Neben dem Eikern und dem sekundären Embryosackkern je ein Spermakern. Von den beiden desorganisierten Synergiden nur die eine, rechts, zu sehen; links das Pollenschlauchende. Vergr. 375.

Fig. 54. Oberes Embryosackende. Das befruchtete Ei nicht zu sehen, nur eine desorganisierte Synergide und ein Stück Pollenschlauch. Vergr. 375.

Fig. 55. Eine Stelle aus dem über dem Embryosack gelegenen Gewebe des Integuments, den Querschnitt eines Pollenschlauchs zeigend. Vergr. 1500.

Fig. 56. Oberes Embryosackende mit junger Keimanlage und über deren Ansatzstelle eine desorganisierte Synergide; links davon das Pollenschlauchende, auch ein Pollenschlauchstück über dem Nucellus. Tiefer im Embryosack links ein Endospermkern. Vergr. 375.

Fig. 57. Kernplatte in einer äußeren Zelle eines jungen, etwa 20zelligen Keimes. Vergr. 1500.

Fig. 58—60: *Alchimilla gelida* Bus.

Fig. 58. Reifes Pollenkorn. Vergr. 375.

Fig. 59. Junge Samenanlage. Kern der Embryosackmutterzelle in Synapsis. Vergr. 375.

Fig. 60. Reduktionsspindel einer Embryosackmutterzelle. Vergr. 1500.

Fig. 61—62: *Alchimilla grossidens* Bus.

Fig. 61. Reduktionsspindel der Embryosackmutterzelle. Vergr. 1500.

Fig. 62. Aus einer Embryosackmutterzelle hervorgegangene Tetrade, die drei oberen Zellen desorganisiert und in Verdrängung. Vergr. 375.

Fig. 63—65: *Rubus biflorus* Buchan.

Fig. 63. Kern einer Embryosackmutterzelle im Diakinese-Stadium. Die sechs bivalenten Chromosomen bei veränderter Einstellung gezeichnet. Vergr. 1500.

Fig. 64. Junge Samenanlage. In einer Embryosackmutterzelle die Reduktionsspindel. In Fig. 64*b* die Embryosackmutterzelle mit Reduktionsspindel und die beiden Deckzellen dieser Embryosackmutterzelle stärker vergrößert. Vergr. von 64*a* = 375, von 64*b* = 1500.

Fig. 65. Die Embryosackmutterzelle in vier Enkelzellen zerlegt. Die oberste schwillt zur Embryosackanlage an. Vergr. 1500.

Fig. 66: *Rosa cinnamomea* L.

Fig. 66. Junge Samenanlage. Mehrere Embryosackmutterzellen; in der einen (links) der Kern in Synapsis, und der andere (mittlere) im Stadium der Reduktionsspindel. In Fig. 66*b* die mittlere Embryosackmutterzelle stärker vergrößert. Vergr. von Fig. 66*a* = 375, von 66*b* = 1500.

Inhalt
des vorliegenden 1. Heftes, Band XLI.

Untersuchungen über den Austritt von Zucker aus den Zellen der Speicherorgane von Allium Cepa und Beta vulgaris.

Von

W. Wächter.

Mit 1 Textfigur.

Während sich über die Vorgänge, die sich bei der Füllung und Entleerung stärkehaltiger Reservestoffbehälter abspielen, auf Grund der Pfefferschen Untersuchungen „Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen“ [1]) eine klare Vorstellung gewinnen läßt, stellen sich einer Veranschaulichung der gleichen Stoffwechselvorgänge in zuckerhaltigen Speicherorganen mancherlei Schwierigkeiten entgegen. Würde der Prozeß in der Weise vor sich gehen, daß etwa Glykose in die Zelle eindringt und sich dort durch Polymerisation in eine höher molekulare Zuckerart umwandelt, für die das Plasma nicht durchlässig ist, so hätten wir einen der Stärkespeicherung analogen Vorgang vor uns. Wir wissen aber, daß das Plasma nicht allein für Glykose, sondern auch für Rohrzucker permeabel ist [2]), daß aber trotzdem der Organismus über Mittel verfügen muß, den Stoffaustausch zu regulieren und imstande ist, nach Maßgabe des Bedürfnisses Inhaltsstoffe, die das Plasma passieren können, unter veränderten Bedingungen am Austritt aus der Zelle zu hindern.

Für Untersuchungen, die in der Absicht angestellt werden, einen Einblick in die Vorgänge des Stoffaustausches in den Zellen zuckerhaltiger Reservestoffbehälter zu gewinnen, ist demnach die

1) Untersuch. a. d. botan. Inst. zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 179 ff.

2) Puriewitsch, Physiolog. Untersuch. üb. d. Entleerung d. Reservestoffbehälter (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 64, 60). — Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., I, 1897, p. 81.

Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Zellinhaltsstoffe notwendig; ferner wird man zu ermitteln haben, für welche dieser Verbindungen und in welchem Grade das Plasma für sie permeabel ist; und, um über die Regulation des Stoffaustausches ins klare zu kommen, wird man Bedingungen zu schaffen suchen, unter denen die Exosmose der Inhaltsstoffe beschleunigt, verlangsamt oder sistiert werden kann.

Was zunächst die chemische Natur der gelösten Reservestoffe anbetrifft, so vermag uns die Analyse des Preßsaftes nur in bedingtem Maße darüber Aufschluß zu geben, da es sich in der lebenden Zelle um lockere Verbindungen handeln kann, die mit dem Tode der Zelle zerfallen, sodaß wir mit Hilfe der Methoden der mikro- und makrochemischen Analyse oft nur die Identität dieser Zerfallsprodukte feststellen können[1]. — Solange uns indessen keine Mittel zur Verfügung stehen, die uns erlauben, ohne Schädigung des Plasmas den Zellinhalt zu untersuchen, sind wir natürlich auf die üblichen Untersuchungsmethoden angewiesen, und wir müssen versuchen, auf indirektem Wege zu ermitteln, inwieweit die tatsächliche Zusammensetzung der Inhaltsstoffe mit den Ergebnissen der Analyse übereinstimmt. Bis zu einem gewissen Grade gibt uns die Untersuchung der aus dem Zellinnern in das umgebende Wasser exosmierenden Stoffe über die im Zellsaft gelösten Substanzen Auskunft; sofern eine nachträgliche Veränderung der in die Außenlösung exosmierten Verbindungen nicht anzunehmen ist[2], müssen sie als solche die Plasmahaut passiert haben, und ein Vergleich der Analysenbefunde der exosmierten Substanzen mit denjenigen des Preßsaftes wird in der Regel gewisse Schlüsse über die Natur der Inhaltsstoffe zulassen.

Um eine Vorstellung über die Menge der diosmierenden Verbindungen zu gewinnen, kann man zwei Wege einschlagen, die vergleichende plasmolytische und die quantitativ-chemische Methode. Die plasmolytische Untersuchung ist natürlich einfacher und weniger zeitraubend, dafür aber nicht überall anwendbar und für manche Zwecke nicht exakt genug. Da durch sie lediglich festgestellt werden kann, um wieviel der Turgor einer Zelle sinkt oder zunimmt, so läßt sich zwar annähernd ermitteln, wieviel an osmotisch wirksamen Inhaltsstoffen aus der Zelle exosmiert, aber wir wissen nicht,

---

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., I, 1897, p. 445.

2) ebenda p. 80/81.

wieviel da auf Rechnung der Reservestoffe zu setzen ist, da keineswegs diese allein den hohen osmotischen Druck des Zellinhaltes bedingen. — Die Anwendung der plasmolytischen Methode ist also sehr wohl geeignet für orientierende Vorversuche, reicht aber nicht aus, wenn es sich darum handelt, im einzelnen festzustellen, welche Stoffe exosmieren und in welchem Mengenverhältnis sie in die Außenlösung gelangen. Hierzu bedarf es der chemischen Analyse, resp. einer Kombination beider Methoden.

Anhaltspunkte über Regulationserscheinungen finden wir in den Arbeiten von Hansteen[1]) und Puriewitsch[2]); nach Angabe dieser Autoren lassen sich eine Reihe von Speicherorganen völlig entleeren, wenn für Entfernung der exosmierten Stoffe gesorgt wird. Ferner fand Puriewitsch (a. a. O.), daß durch Narkotika und anorganische Salzlösungen die Entleerung der Maisendosperme gehemmt werde.

Im Anschluß an diese Beobachtungen entstanden die hier mitzuteilenden Untersuchungen. — Nachdem sich die überraschende Tatsache herausgestellt hatte, daß aus den Zellen ruhender Zwiebeln von *Allium Cepa* die Glykose in bei weitem geringerer Menge als eine andere, nicht direkt reduzierende Zuckerart in die Außenlösung exosmierte, und nachdem ferner konstatiert worden war, daß Salzlösungen auch auf die Entleerung der Zwiebeln einen hemmenden Einfluß ausübten, schien es mir nicht uninterressant und für die Kenntnis der Vorgänge beim Stoffaustausch nicht ohne Wert zu sein, eine Reihe quantitativer Bestimmungen der in Wasser und Salzlösungen exosmierenden Zuckerarten vorzunehmen; diese Bestimmungen wurden teils mit Hilfe der plasmolytischen Methode, teils nach den Regeln der quantitativen chemischen Analyse ausgeführt. — Da die Ergebnisse der letzteren mir für die hier zu erörternden Fragen die wesentlicheren zu sein scheinen, mögen sie zunächst angeführt werden.

---

1) Flora 1894, Ergänzungsbd., p. 419 ff. Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen.

2) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 1 ff. Physiolog. Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter.

I. Chemische Untersuchungen *(Allium Cepa).*

Die Zwiebeln wurden von den zwei oder drei äußeren Schalen befreit, der Zwiebelkuchen und der Vegetationspunkt mit den jüngsten Blättern entfernt und die übrig bleibenden, fast gleichstarken Zwiebelschuppen in etwa 4 mm dicke Längsschnitte zerlegt. Die gut abgespülten Schnitte wurden in etwa 500 ccm fassende weithalsige Gläser mit Wasser oder Salzlösung gebracht. Handelte es sich um vergleichende Versuche, für die eine einzige Zwiebel nicht ausreicht, so wurden die Schnitte einer Anzahl Zwiebeln vor dem Versuch durcheinandergemischt, um individuelle Differenzen im Zuckergehalt möglichst auszugleichen. — Da die Zwiebeln im Vergleich zu Kartoffeln, Rüben usw. ziemlich empfindliche Objekte sind, war zu fürchten, daß die Schnitte sich nicht lange genug halten würden, und daß infolge Absterbens einer Anzahl Zellen die Zuckerbestimmungen in der Außenflüssigkeit ungenau würden. Da nun in der Tat bei Zimmertemperatur (ca. 17—19° C.) leicht eine Trübung in den Versuchsflüssigkeiten beobachtet wurde, wurden die Gläser in den Eisschrank (ca. 4—5° C.) gestellt, worin sich die Lösungen bis zum Ende des Versuchs klar und bakterienfrei erhielten.

Die quantitativen Bestimmungen der Kohlehydrate erfolgte gewichtsanalytisch, da die Titration mit Fehlingscher Lösung sich für unsere Zwecke als unpraktisch und zu ungenau erwies. — Zur Analyse wurden 50 ccm der zu untersuchenden Flüssigkeit mit 50 ccm frisch bereiteter Fehlingscher Lösung zwei Minuten gekocht, der Niederschlag in einem mit Asbestfilter versehenem Allihnschen Röhrchen gesammelt, mit heißem Wasser ausgewaschen, mit Alkohol und Äther getrocknet und geglüht. Nach dem Erkalten des Röhrchens wurde das Kupferoxyd im Wasserstoffstrom reduziert und das metallische Kupfer gewogen. Sollte die Gesamtmenge des diosmierten Zuckers in der Außenflüssigkeit bestimmt werden, wurden je 50 ccm mit 7,5 ccm $\frac{n}{5}$ HCl eine halbe Stunde lang vorher invertiert. — Da eine Analyse der Zuckerarten nicht vorgenommen wurde, handelt es sich im folgenden stets um direkt reduzierende und nichtreduzierende Zuckerarten resp. Kohlehydrate, auch wenn der Kürze wegen gelegentlich von Glykose, Gesamtzucker, nicht reduzierendem Zucker usw. gesprochen wird. — Zur besseren Übersicht, und um eine annähernde Vorstellung von der absoluten Menge der in den Außenlösungen gefundenen Kohlehydrate

zu gewinnen, wurde für die Berechnung das Verhältnis: 2 Cu = 1 Zucker zugrunde gelegt. Da in den ausführlichen Tabellen die für jede Analyse gefundenen Mengen Cu angegeben sind, kann nach einer genaueren Analyse der Zuckerarten leicht die richtige Menge, die natürlich etwas von den angeführten Zahlen abweicht, bestimmt werden.

Im folgenden gebe ich zunächst eine Übersicht der Gesamtzuckermengen, die in der Außenflüssigkeit = Leitungswasser gefunden wurden, um zu zeigen, welchen Einfluß die Temperaturdifferenz auf die Exosmose hat; um Störungen, die durch Mikroorganismen hervorgerufen sein könnten, auszuschließen, wurde ein Sterilversuch bei Zimmertemperatur zum Vergleich herangezogen.

1. Je 30 g Zwiebelschnitte in 400 ccm Leitungswasser. Zimmertemperatur (ca. 18° C.).

Es wurden in der Außenflüssigkeit gefunden an Gesamtzucker in Versuch:

	I	II	III	IV	V[1]	
nach 1 Tag . . .	27,38	17,0	20,0	28,43	24,0	% der
„ 2 Tagen . .	—	—	24,6	54,0	59,0	Innenkon-
„ 3 „ . .	—	—	—	—	65,25	zentration[2])

2. Je 30 g Zwiebelschnitte in 400 ccm Leitungswasser. Eisschranktemperatur (4—5° C.).

In der Außenflüssigkeit wurden bestimmt an Gesamtzucker in Versuch:

	V	VII	X	XIII	
nach 1 Tag	8,8	17,88	23,0	6,21	
„ 2 Tagen	13,3	24,0	37,98	6,43	
„ 3 „	14,8	29,26	32,81	7,8	% der
„ 4 „	19,7	33,0	58,99	—	Innenkon-
„ 5 „	22,0	36,96	—	—	zentration
„ 6 „	24,1	39,0	—	—	
„ 7 „	25,4	40,0	—	—	

---

1) Die Nummern der Versuche entsprechen den laufenden Nummern der Tabellen.

2) Als Innenkonzentration sind 6% angenommen; vgl. darüber den folgenden Abschnitt.

3. 35 g Zwiebelschnitte in 400 ccm Leitungswasser steril. Zimmertemperatur.

In der Außenflüssigkeit wurden bestimmt an Gesamtzucker:

VI

nach 3 Tagen 52,95 % der Innenkonzentration.

Um steril arbeiten zu können, wurde die Zwiebel von den trockenen Häuten befreit, mit Seife und Bürste gereinigt und ungefähr 20 Minuten in 1 ‰ ige Sublimatlösung gelegt. Das Zerschneiden usw. geschah unter Beobachtung aller Vorsichtsmaßregeln mit sterilisiertem Wasser in dem für derartige Arbeiten konstruierten Dampfkasten[1]. Nach drei Tagen war die Flüssigkeit noch absolut klar; die für die folgenden Tage in der Tabelle aufgeführten Zahlen können hier nicht berücksichtigt werden, da die einmal geöffnete Flasche nicht mehr als steril gelten konnte, und da sie nach dem dritten Tage in den Eisschrank gebracht wurde.

Überblicken wir die hier mitgeteilten Zahlen, so finden wir, daß sie sich recht wenig miteinander vergleichen lassen; ich habe trotzdem eine Zusammenstellung in dieser Anordnung deswegen für nützlich gehalten, weil hier eine Eigentümlichkeit, die wir in allen angestellten Versuchen beobachten können, besonders auffällig wird, nämlich die großen Schwankungen in den absoluten Zahlen bei den gleichartigen Versuchen. Es ist vollkommen ausgeschlossen, zB. alle 2 % igen oder 1 % igen Salzlösungen in bezug auf die Menge des gefundenen Zuckers miteinander zu vergleichen; wir können immer nur die gefundenen Mengen einer mit demselben Ausgangsmaterial angestellten Versuchsreihe einander gegenüberstellen. — Trotz der großen Schwankungen zeigen die Versuche immerhin, daß die Werte für die Eisschranktemperatur im allgemeinen niedriger ausfallen als bei Zimmertemperatur, obwohl Versuch II und VII miteinander übereinstimmen. Und wenn wir auch kein Gewicht legen auf die für den zweiten und dritten Tag (beim Versuch bei 18 °) gefundenen Mengen, so zeigt doch der Sterilversuch, bei dem eine Bakterienwirkung ausgeschlossen war, daß am dritten Tage ein so großer Prozentgehalt an Gesamtzucker nachgewiesen wurde, daß er die für die Eisschrankversuche gefundenen Werte um das Doppelte und darüber übertrifft.

---

1) Vgl. Puriewitsch, a. a. O., p. 7.

Nachdem einige orientierende Versuche gezeigt hatten, daß für Salzlösungen bei Zimmertemperatur — worauf wir nachher noch zurückkommen — keine sicheren Resultate gewonnen werden konnten, wurde mit Ausnahme eines Sterilversuches, lediglich mit Material gearbeitet, das im Eisschrank untergebracht war.

Aus der folgenden Zusammenstellung sehen wir am einfachsten, wie groß die hemmende Wirkung der Salzlösungen auf den Austritt der Kohlehydrate gegenüber den mit Wasser angestellten Versuchen ist.

Je 30 g Zwiebelschnitte in 400 ccm Leitungswasser oder einer Lösung, die im Liter 0,2 Mol KCl enthält. Temperatur 4—5° C.

In den Außenlösungen wurden an Gesamtzucker gefunden:

Versuch No.	V		VII		X		
	H_2O	KCl	H_2O	KCl	H_2O	KCl	
nach 1 Tag	8,8	3,3	17,88	5,78	23,0	5,44	% der Innenkonzentration.
„ 2 Tagen	13,3	4,3	24,0	6,55	37,98	6,0	
„ 3 „	14,8	4,14	29,26	6,3	32,81	6,45	
„ 4 „	19,7	4,14	33,0	6,24	58,99	7,97	
„ 5 „	22,0	4,1	36,96	5,79	—	—	
„ 6 „	24,1	4,04	39,0	5,67	—	—	
„ 7 „	25,4	4,32	40,0	—	—	—	

Aus den Versuchen ergibt sich ohne weiteres die starke Hemmung des Zuckeraustritts durch die Salzlösungen; außerdem erkennen wir auch hier wieder, wie die einzelnen Versuche bei gleicher Salzkonzentration verschiedene Werte geben. Während aber die Zahlen für Wasser allmählich wachsen, sehen wir, daß die für Salzlösungen gefundenen Werte sich nach dem ersten Tage ziemlich konstant halten. Ferner lassen die Versuche erkennen, daß zwischen den Außenlösungen eine gewisse Beziehung insofern noch besteht, als da, wo in Wasser weniger Zucker diffundiert, auch in der Salzlösung weniger gefunden wird; wenigstens trifft das für Versuch V und VII zu und bei späteren Untersuchungen hätte man dieses Verhalten zu berücksichtigen.

Eine Frage von prinzipieller Bedeutung ergibt sich daraus, daß nach Exosmose eines bestimmten Anteils der Inhaltsstoffe im Wasser eine allmähliche Zunahme des Zuckers zu beobachten ist, während in der Salzlösung ein Stillstand eintritt. — Nach den Versuchen Puriewitschs[1]) muß man annehmen, daß eine Entleerung

1) a. a. O., p. 25.

der Zwiebel fast bis zur Erschöpfung erreichbar ist, wenn für eine genügende Ableitung der exosmierten Stoffe gesorgt ist; ob die in unseren Versuchen zur Anwendung gelangten Flüssigkeitsmengen zur Entleerung genügten und ob trotz der genügenden Menge Wassers ein Stillstand der Exosmose eintreten kann, geht aus den gleich zu erwähnenden Versuchen hervor.

Was indessen die Salzlösungen anbelangt, so ist der Versuch V ganz eindeutig; vom zweiten Tage bis zum Schluß der Untersuchung bleibt die Zuckermenge in der Außenflüssigkeit konstant, die Schwankungen sind auf Analysenfehler zurückzuführen. Auch für den Versuch VII möchte ich Ungenauigkeiten in der Analyse für die etwas stärkeren Ausschläge verantwortlich machen, bevor ich annehme, daß am fünften und sechsten Tage eine Wiederaufnahme des exosmierten Zuckers in die Zellen stattgefunden hat. Die Fehler erscheinen hier zwar etwas zu groß; wenn wir aber die tatsächlich gefundenen Zahlen betrachten, so wird meine Annahme verständlich (vgl. die ausführliche Tabelle). Nun ist zwar ohne weiteres zuzugeben, daß genauer gearbeitet werden kann; aber es hätte für meine Zwecke nicht gelohnt, jedesmal mindestens eine Kontrolanalyse zu machen, da es sich in erster Linie bei meinen Untersuchungen um Auffindung von Annäherungs- und Vergleichswerten handelte. — Im Versuch No. X dürfte es sich um eine Beschädigung des Objektes handeln, da auch im Wasser nach dem dritten Tage eine so große Zunahme der Konzentration gefunden wurde, die nicht wohl auf einen methodischen Fehler zurückzuführen ist.

Nachdem also festgestellt war, daß Salzlösungen den Austritt der löslichen Kohlehydrate hemmen, war zunächst zu ermitteln, welchen Anteil die Konzentration gelöster Stoffe in der Außenlösung an dieser Erscheinung hat. Zu diesem Zwecke wurden Versuche angestellt mit Wasser in verschiedenen Quantitäten bei gleicher Zwiebelmenge, mit verschieden starken Salzlösungen, und mit Salzlösungen als Außenflüssigkeit, denen Trauben- oder Rohrzucker nach Maßgabe der am ersten Tage bestimmten, in die Außenlösung diosmierten Kohlehydrate, zugesetzt wurde.

1. Je 30 g Zwiebelschnitte wurden gleichzeitig in 200, 400 und 800 ccm Leitungswasser gelegt. Temperatur 4—5° C.

In den Außenlösungen wurden an Gesamtzucker folgende Mengen gefunden:

Versuch No. VII.

	200 ccm	400 ccm	800 ccm	
nach 1 Tag	18,16	17,88	19,78	% der Innenkonzentration.
„ 2 Tagen	22,5	24,00	24,57	
„ 3 „	27,9	29,26	32,35	
„ 4 „	31,83	33,00	34,69	
„ 5 „	35,75	36,96	39,36	
„ 6 „	36,94	39,00	40,13	
„ 7 „	—	—	40,96	
„ 8 „	—	—	41,96	
„ 9 „	—	—	42,74	
„ 10 „	—	—	62,00	

Versuch XIII.

	200 ccm	400 ccm	800 ccm	
nach 1 Tag	5,4	5,1	6,21	% der Innenkonzentration.
„ 2 Tagen	6,1	7,3	6,43	
„ 3 „	6,9	8,0	7,8	

Aus den hier mitgeteilten Zahlen ergibt sich aufs deutlichste, daß es — wenigstens innerhalb der angewandten Wassermengen — ganz gleichgültig ist, ob große oder geringe Mengen zur Anwendung kommen. Die Differenzen sind so gering, daß sie nicht in Betracht gezogen werden können; wäre der Zuckeraustritt abhängig von der Außenkonzentration, so müßten in den 400 ccm das Doppelte und in den 800 ccm das Vierfache von den in 200 ccm gefundenen Kohlehydraten gefunden werden. Bis zum siebenten Tage nach Beginn des Versuches wenigstens kann von einer physikalischen Gleichgewichtslage zwischen Innen- und Außenkonzentration selbst bei 200 ccm nicht die Rede sein, wie eine einfache Rechnung zeigt: 30 g Zwiebeln enthalten nach einer später mitzuteilenden Analyse ungefähr 1,8 g Gesamtzucker, die 200 ccm nach 6 Tagen 36,94% dieser 1,8 g d. i. ca. 0,7 g = 0,35% der Außenlösung.

Ob sich bei Fortsetzung des Versuches herausstellen würde, daß nach Verlauf bestimmter Zeit, unabhängig von der Wassermenge, die täglichen kleinen Konzentrationssteigerungen aufhören, oder ob infolge einer erhöhten Außenkonzentration doch schließlich noch eine Hemmung des Zuckeraustritts erfolgt, zuerst in den 200 ccm und später, proportional der Wassermenge, in den beiden anderen Flüssigkeiten, kann durch die angewandte Methode nicht

ermittelt werden. Die Zwiebelschnitte haben natürlich nur eine begrenzte Lebensfähigkeit und die rapide Steigerung der Konzentration nach dem neunten Tage im Versuch VII ist ohne Zweifel schon auf Tötung einer Anzahl der Schnitte zurückzuführen. — Der Versuch XIII bestätigt das Ergebnis des vorhergehenden; auffällig sind nur die großen Abweichungen in den absoluten Zahlen, worauf bereits hingewiesen wurde.

2. Vergleichen wir nun die bei Anwendung verschiedener Salzkonzentrationen als Außenmedium gewonnenen Resultate, so ergeben sich folgende Verhältnisse:

Je 30 g Zwiebelschnitte in je 400 ccm Außenlösung. Temperatur 4—5° C.; an Gesamtzucker wurden gefunden:

	nach Tagen:	1	2	3	4	5	6	7	
Vers. V	KCl 0,1 Mol p. Liter . . .	4,8	6,2	6,06	6,06	6,46	6,4	6,95	% der Innenkonzentration
	KCl 0,2 Mol p. Liter . . .	3,3	4,3	4,14	4,14	4,1	4,04	4,32	
Vers. VII	KCl 0,2 Mol p. Liter . . .	5,78	6,55	6,3	6,24	5,79	5,67	—	
	NaCl 0,2 Mol p. Liter . . .	3,78	5,24	6,4	5,57	5,35	6,1	—	
Vers. XI	KCl 0,2 Mol p. Liter . . .	7,35	8,99	8,9	—	9,65	10,56	12,0	
	KCl 0,3 Mol p. Liter . . .	7,56	9,3	9,2	9,8	10,45	12,13	13,9	
	KCl 0,4 Mol p. Liter . . .	5,88	10,66	10,88	11,0	13,2	15,12	19,98	

Nach den für Versuch V gefundenen Werten könnte man annehmen, daß eine Beziehung zwischen Außenkonzentration und Exosmose besteht; dieser Annahme widersprechen jedoch die für Vers. VII und XI bestimmten Zahlen, aus denen ferner hervorgeht, daß auch eine spezifische Wirkung des Kations nicht vorhanden ist. Der Versuch mit der 0,4 mol. Lösung kann nicht zum Vergleich herangezogen werden, da die Zwiebelzellen bei dieser Konzentration bereits plasmolysiert waren, wodurch, falls die Zellen in ihrer Mehrzahl wirklich noch am Leben waren, jedenfalls andere Bedingungen geschaffen waren, als bei Anwendung hypotonischer Lösungen.

Von einer physikalischen Gleichgewichtslage kann auch hier nicht gesprochen werden, wenigstens nicht in den Fällen, wo die Außenkonzentration 0,2 Mol KNO_3 oder KCl nicht überschreitet. In dem Versuch mit 0,3 mol. KCl-Lösung könnte man für den siebenten Tag ein annäherndes Gleichgewicht zwischen Außen- und Innenlösung herausrechnen, unter der Annahme, daß das Plasma für die Salzlösungen nicht permeabel ist und daß der Zellsaft einen osmotischen Druck von 3,5% KNO_3 repräsentiert. Nun ist KCl aber sicher fähig, in das Innere der Zelle zu gelangen — für das Cl-Ion konnte das Eindringen nachgewiesen werden — und in diesem Falle müßte bei weitem mehr Zucker exosmieren, um eine Gleichgewichtslage herbeizuführen. Eine genaue Bilanz läßt sich übrigens nicht eher feststellen, bevor wir nicht über die außer dem Zucker in den Zwiebeln enthaltenen Körper besser orientiert sind. — Indessen geht aber aus den Versuchen mit 0,1 und 0,2 molek. Lösungen zur Genüge hervor, daß es sich in unserem Falle nicht um eine Abhängigkeit der Exosmose von dem osmotischen Druck der Außenlösung handeln kann, ob wir nun eine Durchlässigkeit des Plasmas für die Salze der Außenlösung annehmen oder nicht.

3. Wir beobachten in allen Versuchen nach dem ersten Tage einen gewissen Stillstand in der Exosmose des Zuckers, d. h. die Konzentration der Außenlösung nimmt in den nächsten Tagen nur um einen geringen Prozentsatz zu oder der Zuckergehalt bleibt derselbe, wie nach dem ersten Tage. Würde die Hemmung bedingt sein durch eine bestimmte Menge des Zuckers in der Außenlösung, sei es zur Erreichung eines gewissen osmotischen Druckes, sei es deswegen, weil eine Zuckerlösung einen Reiz auf das Plasma ausübt, durch den eine weitere Exosmose inhibiert wird, so dürfte gar kein Zucker oder nur Spuren in die Außenlösung gelangen, wenn man einer Salzlösung von vornherein soviel Zucker zusetzte, als unter normalen Bedingungen am ersten Tage nach außen diosmiert.

Aus den Versuchen V, VII, X, XI mit 0,2 mol. KCl pro Liter als Außenlösung ist ersichtlich, wieviel nach dem ersten Tage in 50 ccm an Gesamtzucker gefunden wurden:

in Versuch V:

0,0075 g = 0,015 % d. Außenlösung = 3,3 % d. Innenkonzentration;

in Versuch VII:

0,013 g = 0,026 % d. Außenlösung = 5,78 % d. Innenkonzentration;

in Versuch X:

0,012 g = 0,024 % d. Außenlösung = 5,44 % d. Innenkonzentration;

in Versuch XI:

0,016 g = 0,032 % d. Außenlösung = 7,35 % d. Innenkonzentration.

Es wurden nun in der üblichen Weise vier Versuche mit einer 0,2 mol. KCl-Lösung angesetzt und den Salzlösungen hinzugefügt:

Vers. VIII 4—5° C.	1. 0,025 %	Traubenzucker	der	Außenlösung
	2. 0,25 „	„	„	„
	3. 0,0125 „	Rohrzucker	„	„
	4. 0,125 „	„	„	„

also Mengen, die zum Teil größer waren, als die in den Versuchen V usw. gefundenen. Nach 24 Stunden wurden je 50 ccm invertiert und analysiert; die Proben enthielten an Gesamtzucker, nach Abzug des Zusatzes:

1. 0,013 g = 0,026 % d. Außenlösg. = 5,88 % d. Innenkonzentrat.
2. 0,0095 g = 0,019 „ „ „ = 4,2 „ „ „
3. 0,014 g = 0,028 „ „ „ = 6,23 „ „ „
4. 0,013 g = 0,026 „ „ „ = 5,67 „ „ „

Hieraus folgt ohne weiteres, daß der Zuckerzusatz ohne jeden Einfluß auf die Exosmose war. Daß auch im weiteren Verlauf des Versuches kein Unterschied sichtbar wird gegenüber den ohne Zuckerzusatz angestellten, lehrt ein Vergleich der Kurven dieser Versuchsreihe mit denjenigen der Analysen V, VII, X und XI.

Man könnte gegen die Versuchsanstellung einwenden, daß ein Operieren mit Trauben- und Rohrzucker nicht den wirklichen Verhältnissen entspricht; da aber eine genauere Analyse der in den Zwiebeln vorhandenen Kohlehydraten nicht vorliegt, so muß eine entgültige Entscheidung der Frage offen bleiben, bis die Zwiebelzuckerarten bekannt sind. Mit ausgepreßtem Zwiebelsaft ließ sich nicht experimentieren, da die Objekte unter seiner Einwirkung allzuschnell abstarben.

Nehmen wir einstweilen an, daß der Zusatz von Trauben- oder Rohrzucker wie die tatsächlich in der Zwiebel vorhandenen Zuckerarten wirken, so haben wir durch unsern Versuch konstatieren können, daß die Exosmose nicht an die Gegenwart einer bestimmten Quantität Zucker in der Außenlösung gebunden ist. Das ist nach den Versuchen Nathansohns[1]) mit Codium keine allzu auffällige Erscheinung mehr. Wie aus dem Codium eine bestimmte Menge von

1) Über Regulationserscheinungen im Stoffaustausch (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, p. 260 ff.).

Chloriden in die Außenflüssigkeit diffundiert — ganz unabhängig von dem Chloridgehalt der letzteren, so können wir uns auch hier vorstellen, daß durch irgendwelche Ursachen bedingt, nur ein Teil der Zwiebelinhaltsstoffe nach außen wandert. Diese Tatsache gibt uns allerdings noch keinen Aufschluß über die Mechanik des Prozesses und ebensowenig konnten wir eine Regulation, die bei Codium durch die wechselnde Salpeterkonzentration der Außenlösung stattfinden kann, durch Modifikation der Salzkonzentration nachweisen; aber immerhin bleibt die Tatsache bestehen, daß schon nach einem Tage das Maximum der Exosmose annähernd erreicht ist und daß die Menge des exosmierten Zuckers nur einen Bruchteil der Innenkonzentration repräsentiert. Als Ursachen der Hemmung kann aber — falls wir nicht eine durch die Verletzung des Objektes bedingte, dem Absterben vorausgehende pathologische Veränderung des Plasmas annehmen wollen — nur zweierlei in Betracht kommen, nachdem der Faktor der Einstellung nach den Gesetzen der Diffusion ausgeschaltet werden konnte. Entweder ist überhaupt nur ein Teil des Inhalts fähig, das Plasma zu passieren oder, wenn nur diosmierende Verbindungen im Zellsaft vorhanden sind, muß das Plasma befähigt sein, seine Permeabilität zu verändern. Wenn wir letzteres annehmen, so müßten weitere Untersuchungen darüber entscheiden, ob nicht doch noch auf irgend eine Weise eine Regulation nachzuweisen sei; dieser Nachweis würde nicht nur für eine generelle Auffassung der Austauschmechanik von Bedeutung sein, er würde uns auch weitere Einsicht in die Natur der Inhaltsstoffe der Zwiebel gewähren. — Daß die Möglichkeit des Nachweises einer Regulierung nicht ausgeschlossen erscheint, dafür bürgen vielleicht die starken Schwankungen der Werte in den verschiedenen Versuchen. — Im Anschluß an die eben besprochenen Versuche muß ich einen Versuch erwähnen, der im Widerspruch zu den vorigen steht.

Je 30 g Zwiebelschnitte wurden in je 400 ccm 0,2 mol. KNO_3-Lösung und 0,2 mol. KNO_3-Lösung + 1 % Traubenzucker gelegt. Temperatur: 4—5° C. Das Analysenergebnis war folgendes:

	KNO_3	KNO_3 + Tr.-Z.	
nach 1 Tag . . .	4,45	0,0	% der Innenkonzentration
„ 2 Tagen . . .	5,0	0,65	
„ 3 „ . . .	5,25	1,7	
„ 4 „ . . .	5,35	—	
„ 5 „ . . .	6,24	16,26	
„ 6 „ . . .	—	17,98	
„ 7 „ . . .	6,63	26,30	

Hiernach wäre in der Tat durch den Zusatz von Traubenzucker eine Exosmose am ersten Tage verhindert. Da der Versuch nicht wiederholt wurde, lege ich hier kein Gewicht darauf, weil ich vermute, daß bei der Analyse ein Fehler gemacht wurde. Da zur Reduktion von 50 ccm Fehlingscher Lösung ca. 0,5 g Zucker verbraucht werden, so mußte mit relativ großen Mengen gearbeitet werden, wodurch sich die Fehler, die ohnehin durch die Subtraktion des dem zugesetzten Zucker entsprechenden Kupfers entstehen, vergrößern, da die aus 50 ccm Salzlösung enthaltenen Kupfermengen doch recht unbedeutend sind. — Die große Steigerung in der Konzentration vom fünften Tage an läßt auf Beschädigung der Zellen schließen. — Wenn ich diesen Versuch auch bei den vorhergehenden Erörterungen nicht berücksichtigt habe, so wollte ich die Mitteilung dieser Analyse nicht unterlassen, da es sich doch vielleicht herausstellen könnte, daß der Zusatz großer Mengen Zucker zur Außenlösung auf die Exosmose in anderer Weise wirkt als kleine Quantitäten; doch ließe sich das nur durch eine genauere und vollkommenere Methode feststellen.

Die bisher mitgeteilten Untersuchungen wurden mit Material, das im Eisschrank gehalten wurde, angestellt. — Wie ich oben bereits bemerkte, ergaben die bei Zimmertemperatur gehaltenen Versuche keine brauchbaren Resultate, da die Flüssigkeiten schon am zweiten Tage nicht mehr klar blieben, und die Gefahr lag nahe, daß infolge der Einwirkung von Bakterien auf das Objekt das Analysenergebnis ungenau wurde. Weil die Lösungen trotzdem analysiert wurden, und sich dabei herausstellte, daß am zweiten Tage weniger Zucker in der Außenlösung gefunden wurde, als am ersten, so mögen die Befunde hier mitgeteilt werden, zumal sich aus den Versuchen einige Anhaltspunkte zur Beurteilung der Konservierungsfähigkeit der Salzlösungen ergaben.

Je 30 g Zwiebeln in je 400 ccm Außenflüssigkeit. Temperatur ca. 18° C. Es wurden bestimmt an Gesamtzucker:

Versuch III.

	Wasser	KCl 0,1 Mol	KCl 0,2 Mol	KNO_3 0,1 Mol	
nach 1 Tag	20,0	4,3	5,44	7,6	% der Innenkonzentration
„ 2 Tagen	24,6	2,2	1,4	5,4	

Versuch IV.

	Wasser	KCl 0,3 Mol	KNO_3 0,3 Mol	
nach 1 Tag	28,43	8,33	9,8	% der Innen-
„ 2 Tagen	54,0	4,9	8,2	konzentration

Wenn die Trübung in den Flüssigkeiten auf Gegenwart von Fäulnißbakterien zurückzuführen ist, sollte man annehmen, daß durch das rasche Absterben der Zellen der Zuckergehalt der Außenlösungen erheblich steigen würde, wie es vielleicht bei Versuch IV in Wasser der Fall war.

Da die hier namhaft gemachten Versuche die ersten waren, so schenkte ich anfangs dem Verschwinden des Zuckers keine andere Aufmerksamkeit, als daß ich die Versuche bei Zimmertemperatur einstweilen abbrach, bis ich durch einige mit der roten Rübe angestellte Versuche eine eigentümliche Erscheinung beobachtete, auf die hier kurz eingegangen werden soll.

Ich legte (bei Zimmertemperatur) etwa 1 cm^3 große Stücke der roten Rübe in Lösungen von 0,1, 0,2, und 0,3 Mol KCl pro Liter (ca. 50 g auf 400 ccm) und bemerkte, daß sich die Lösungen von 0,1 und 0,2 Mol schon am nächsten Tage schwach rot färbten und daß die Färbung an den folgenden Tagen proportional der Konzentration zunahm — ein Zeichen, daß ein Teil der Zellen getötet war. Die stärkere Lösung blieb aber ungefärbt und zwar wochenlang; wie ich mich durch Plasmolysieren der Zellen überzeugte, blieben alle Zellen während dieser Zeit lebendig. Trotzdem trübte sich die Lösung und es trat sogar Gasentwicklung ein. Diese Beobachtung ist darum vielleicht von einiger Bedeutung, weil die rote Rübe, dank ihres rotgefärbten Zellsaftes, uns ein sehr bequemes Mittel bietet, die Konservierungsfähigkeit der verschiedenen Salze zu bestimmen. Ob allerdings die konservierenden Eigenschaften der Salzlösungen mit dem zu konservierenden Objekt wechseln, oder ob z. B. die nötige Konzentration für verschiedene Objekte verschieden gewählt werden muß, etwa im Verhältnis der osmotisch wirksamen Substanzen in den Zellen; oder ob für verschiedene Objekte Kali- oder Natronsalze, Chlorionen oder NO_3-Ionen wirksamer sind als andere, wurde noch nicht näher untersucht. Indessen scheint es mir wahrscheinlicher, daß die Beziehung der Konzentration zu den Bakterien der maßgebende Faktor ist. Wir wissen, daß die Wachstumsmöglichkeit für verschiedene Bakterien an bestimmte Salz-

konzentrationen gebunden ist[1]) und können uns sehr wohl vorstellen, daß bei der angewandten Konzentration die Fäulnisbakterien nicht mehr oder nur langsam wachsen, hingegen andere, die den aus der Rübe diosmierten Zucker veratmen und Kohlensäure entwickeln. — Vielleicht liegt bei den Zwiebelversuchen etwas ähnliches vor und wir könnten annehmen, daß der Zuckerverlust in der Außenlösung auf Bakterientätigkeit zurückzuführen ist und daß die Trübung der Lösung in keinem Zusammenhang mit einer partiellen Abtötung der Objekte steht. — Mir scheint diese Erklärung jedenfalls plausibler als die Annahme, daß aus der Außenlösung etwa wieder eine Zuckeraufnahme stattgefunden hätte. Daß letzteres nicht der Fall sein kann, zeigt ein Sterilversuch bei Zimmertemperatur, der uns gleichzeitig darüber Aufschluß gibt, inwieweit die Temperaturdifferenzen auch für die in Salzlösungen diosmierenden Kohlehydrate von Bedeutung sind.

Zum Versuch wurden wiederum, nach gehöriger Desinfektion, die Zwiebeln mit sterilem Wasser abgewaschen, mit sterilen Messern zerschnitten usw. und unter Beobachtung aller Vorsichtsmaßregeln im Dampfkasten in eine Lösung von 0,2 Mol KCl pro Liter gebracht. Der für den Versuch verwandte — vorher sterilisierte — Kolben wurde an seiner oberen, zur Aufnahme der Schnitte geeigneten Öffnung mit Watte verschlossen, während das Abflußrohr durch einen Gummischlauch und Quetschhahn abgesperrt wurde. Dieser Verschluß ist allerdings nicht einwandsfrei, genügte aber für meine Zwecke, da die Flüssigkeit, die für die Analysen verwandt wurden, vollkommen klar blieben. Zur Kontrolle, ob in der Tat steril gearbeitet wurde, legte ich einige Zwiebelschnitzel in ein vorher sterilisiertes Glas mit Nährlösung, die über acht Tage lang vollständig klar blieb. Eine später eintretende Trübung ist offenbar darauf zurückzuführen, daß Dauerformen von Bakterien, die sich zwischen den inneren Zwiebelschuppen befanden, unter den günstigen Ernährungsbedingungen zur Entwicklung gelangten. Infolgedessen eignet sich die Zwiebel für Sterilversuche weniger gut als die besser zu behandelnden Kartoffeln, Rüben usw.

Wie durch Wägung des vorher tarierten Kolbens festgestellt werden konnte, enthielt er 28 g Zwiebeln in 300 ccm Flüssigkeit. Der Kolben wurde im Arbeitszimmer aufgestellt und durch das

1) vgl. A. Fischer, Vorlesungen über Bakterien, Jena 1903, p. 29 und die dort zitierten Arbeiten.

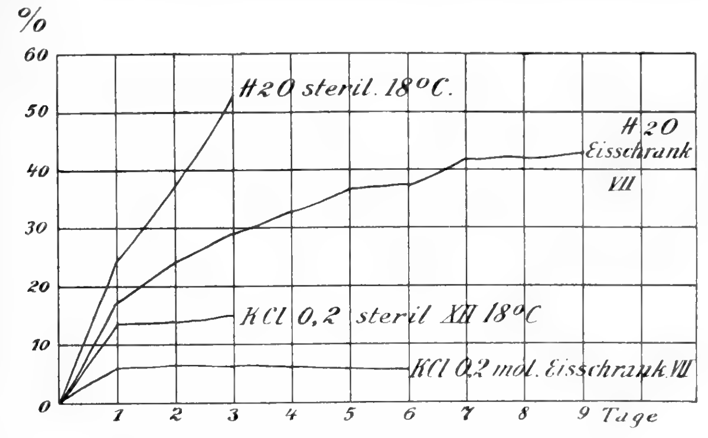
Abflußrohr täglich die zu analysierende Menge Salzlösung entnommen.

Es wurden an Gesamtzucker gefunden:

nach 1 Tag	13,93 %	der	Innenkonzentration,
„ 2 Tagen	14,15 „	„	„
„ 3 „	15,28 „	„	„

Also am zweiten Tage tritt hier keine Abnahme des Zuckergehalts ein, sondern der Versuch stimmt mit den bei niedrigerer Temperatur angestellten überein, nur die absoluten Werte sind höhere, ähnlich wie wir es bei den Versuchen mit Wasser konstatieren konnten.

Fassen wir die bisher gewonnenen Ergebnisse kurz zusammen, so finden wir, daß Salzlösungen den Austritt der löslichen Kohle-



Graphische Darstellung der Analysenbefunde.

Für diese Darstellung wurden Beispiele aus den Versuchen VII und XII gewählt, weil diese sich am ähnlichsten waren. Für den ersten Tag des Sterilversuches mit Wasser wurde das Mittel aus denjenigen Zahlen gewählt, die in den Versuchen I—IV für den ersten Tag gefunden wurden; der Wert für den dritten Tag wurde tatsächlich gefunden (vgl. Vers. VI).

hydrate hemmen. Sowohl in Wasser wie in Salzlösungen exosmiert während der ersten 24 Stunden am meisten, die Kurve steigt steil an, verläuft in den nächsten Tagen horizontal oder steigt allmählich an, wie aus der graphischen Darstellung (s. Fig.) zu entnehmen ist. Aus Versuch VII und XIII ist zu schließen, daß wenigstens innerhalb der angewandten Flüssigkeitsmengen die Exosmose unabhängig von der Konzentration der Außenlösung erfolgt, daß es vielmehr auf Einstellung einer bestimmten Innenkonzentration ankommt. Jedenfalls erfolgt der Austritt der Zucker-

arten nicht nach Maßgabe der Diffusionsgesetze; ob indessen die Konzentration der Außenlösung regulierend auf die Exosmose einwirken kann, konnte noch nicht entschieden werden. — Bei Eisschranktemperatur trat weniger Zucker in die Außenlösung als bei Zimmertemperatur. — Die absoluten Mengen der diosmierten Kohlehydrate schwankten in den einzelnen Versuchen außerordentlich, sodaß mit Sicherheit nur die gleichzeitig mit demselben Material angestellten Versuche verglichen werden können.

Über das Mengenverhältnis der reduzierenden und nicht reduzierenden Kohlehydrate.

Daß die Glykose der wesentliche Bestandteil der Reservestoffe in der Zwiebel ist, wird in der botanischen Literatur als allgemein feststehend betrachtet; es war darum für mich eine überraschende Tatsache, daß bei Analysierung der Außenlösungen in fast allen Fällen sehr wenig Glykose, hingegen ein nicht direkt reduzierendes Kohlehydrat in relativ großen Mengen gefunden wurde. Wenn mir auch bekannt war, daß in der Zwiebel neben der Glykose noch andere Zuckerarten vorkommen, so hätte man — bei der Rolle, die die Glykose im Stoffwechsel als Transportzucker spielt — das Gegenteil von dem erwarten sollen, was durch die Analysen festgestellt wurde. Der besseren Übersicht wegen seien hier die Mengenverhältnisse der beiden Zuckerarten (Glykose = 1) angeführt. Die in Klammern beigefügten Zahlen geben den in den einzelnen Analysen gefundenen Wert des Gesamtzuckers an, ausgedrückt in Prozenten der Innenkonzentration.

Versuch X.

	Wasser	0,2 Mol KCl
nach 1 Tag	1 : 1,8 (23,0)	1 : 9,65 (5,44)
„ 2 Tagen	1 : 1,69 (37,98)	1 : 12,75 (6,0)
„ 3 „	1 : 0,63 (32,81)	1 : 9,0 (6,45)
„ 4 „	1 : 2,0 (58,99)	1 : 40,0 (7,97).

Versuch XI.

	0,2 Mol KCl	0,3 Mol KCl	0,4 Mol KCl
nach 1 Tag	1 : 2,6 (7,35)	1 : 2,8 (7,56)	1 : 1,7 (5,88)
„ 2 Tagen	1 : 2,4 (8,99)	1 : 2,4 (9,3)	1 : 3,0 (10,66)
„ 3 „	1 : 2,4 (8,9)	1 : 2,4 (9,2)	1 : 2,3 (10,88)
„ 4 „	— —	1 : 2,3 (9,8)	1 : 0,84 (11,0)
„ 5 „	1 : 3,0 (9,65)	1 : 2,2 (10,45)	1 : 2,3 (13,0)
„ 6 „	1 : 2,9 (10,56)	1 : 1,6 (12,13)	1 : 2,85 (13,9)
„ 7 „	1 : 2,7 (12,0)	1 : 2,9 (13,9)	1 : 2,2 (19,98).

Versuch XII.

	0,2 Mol KCl	0,5 % Äther	0,2 Mol KCl + 0,5 % Äther
nach 1 Tag	1 : 2,8 (13,93)	1 : 2,7 (51,21)	1 : 8,6 (6,9)
„ 2 Tagen	1 : 2,8 (14,15)	1 : 2,0 (56,47)	1 : 5,7 (6,9)
„ 3 „	1 : 3,6 (15,28)	— —	1 : 6,2 (42,73).

Versuch XIII.

	Wasser 800 ccm	Wasser 400 ccm	Wasser 200 ccm
nach 1 Tag	1 : 8,3 (6,21)	1 : 2,8 (5,1)	1 : 2,4 (5,4)
„ 2 Tagen	1 : 6,3 (6,43)	1 : 3,0 (7,3)	1 : 2,9 (6,1)
„ 3 „	1 : 6,2 (7,8)	1 : 3,6 (8,0)	1 : 2,7 (6,9).

Vergleichen wir die gefundenen Zahlen miteinander, so bemerken wir zunächst, daß nur zweimal (in Vers. X am 3. Tage in Wasser und in Vers. XI am 4. Tage in 0,4 Mol KCl) die Glykose überwiegt; in allen anderen Fällen betragen die nicht reduzierenden Kohlehydrate das doppelte bis neunfache, einmal sogar das 40fache der Glykose. — Ferner müssen wir konstatieren, daß irgend eine Gesetzmäßigkeit nicht aus den Zahlen abzuleiten ist; weder besteht ein Beziehung zur Außenkonzentration noch zu der Gesamtmenge des exosmierten Zuckers.

Bei den zum Teil sehr geringen Mengen Glykose, die in den analysierten Portionen der Außenlösung gefunden wurden, könnte man auf die Vermutung kommen, daß überhaupt keine Glykose exosmiert sei. — Die quantitative Bestimmung des Traubenzuckers neben nicht reduzierenden Zuckerarten ist bei Anwendung von Fehlingscher Lösung nicht ohne weiteres einwandsfrei. Nach v. Lippmann [1]) kann man die Anwesenheit von kleinen Mengen Glykose neben Rohrzucker nur dann mit Bestimmtheit behaupten, wenn Kontrollversuche mit reiner Saccharose unter den gleichen Versuchsbedingungen keine Kupferreduktion erkennen lassen. Da aber sämtliche Versuche mit gleichen Flüssigkeitsmengen angestellt und gleich lange gekocht wurden; da ferner ein Rohrzuckerzusatz in Fehlingscher Lösung keinen Niederschlag erzeugte, dürfen wir mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, daß wirklich Glykose in die Außenlösung gelangte, obwohl der nicht reduzierende Zucker keine Saccharose, sondern nur ein dem Rohrzucker ähnlicher Körper ist. — Auch eine Beeinflussung durch Salze in der Außenlösung kann für

1) v. Lippmann, Die Chemie der Zuckerarten, 3. Aufl., Braunschweig 1904, p. 1396.

unsere Fälle nicht in Betracht kommen, da Halogenverbindungen nach Smiths[1]) Rohrzucker erst nach zweistündigem Erhitzen invertieren. Schließlich widerspricht die Annahme, daß Glykose nicht diosmieren sollte, allen Erfahrungen.

Wenn wir nun auch mit Sicherheit annehmen dürfen, daß die Glykose exosmiert, so bleibt doch die Tatsache auffällig, daß die nicht direkt reduzierenden Zuckerarten bei weitem in der Außenlösung überwiegen. Es war deshalb von Interesse, zu erfahren, ob in der Zwiebel der Gehalt an den beiden Zuckerarten ein dem Analysenbefund in der Außenlösung entsprechender ist, oder ob die Zuckerarten unabhängig voneinander exosmieren.

Die chemische Literatur gibt uns nur ungenügenden Aufschluß über die Inhaltsstoffe der Zwiebel. So soll nach Schulze und Frankfurt[2]) die Zwiebel zwar keine Saccharose, aber eine „beträchtliche Quantität eines anderen invertierbaren Kohlehydrats" neben der Glykose enthalten, während Kayser[3]) 10—11% Rohrzucker angibt. Diese sich widersprechenden Angaben veranlaßten mich, selbst einige Analysen meines Versuchsmaterials auszuführen, die folgendes ergaben:

1. 29. I. 04. Aus einem Gemisch von vier zerschnittenen frischen Zwiebeln (ca. 150 g) wurden 10 g nach sorgfältigem Abwaschen mit Wasser in einem Porzellanmörser zerquetscht, zu einer homogenen Masse verarbeitet und mit Wasser auf 150 ccm aufgefüllt. Nach dem Filtrieren wurden 50 ccm sofort und 50 ccm nach Inversion mit 7,5 ccm $\frac{n}{5}$ HCl mit Fehlingscher Lösung behandelt wie bei der Analyse der Außenlösungen. Es wurden gefunden für 50 ccm:

ohne Inversion: 0,2065 g Cu = ca. 3% Glykose,
nach „ 0,4300 g Cu = ca. 3,4% nicht reduzierende Kohlehydrate.

2. 15. II. 04. Eine Zwiebel wurde zerschnitten und in derselben Weise behandelt. Es fanden sich in 50 ccm:

ohne Inversion: 0,2005 g Cu = ca. 3,0% Glykose,
nach „ 0,4407 g Cu = ca. 3,6% nicht reduzierende Kohlehydrate.

---

1) Zeitschr. f. physikal. Chemie, 25, p. 144 (zitiert nach v. Lippmann).

2) Zeitschr. f. physiolog. Chemie 1895, Bd. XX, p. 531.

3) Landw. Versuchsst., 29, 1883, p. 469.

3. 22. II. 04. Eine Zwiebel, behandelt wie die vorigen. Analysenergebnis für 50 ccm:

ohne Inversion: 0,2225 g Cu = ca. 3,3 % Glykose,
nach „ 0,4225 g Cu = ca. 3,0 % nicht reduzierende Kohlehydrate.

4. 22. II. 04. Gemisch aus fünf Zwiebeln. In 50 ccm fanden sich:

ohne Inversion: 0,2220 g Cu = ca. 3,3 % Glykose,
nach „ 0.4565 g Cu = ca. 3,5 % nicht reduzierende Kohlehydrate.

Es zeigen diese vier Analysen recht übereinstimmende Resultate; wir finden, daß Glykose und nicht reduzierende Kohlehydrate annähernd in gleicher Menge vorhanden sind (ca. 3 %, bezogen auf das Frischgewicht der Zwiebel). Wenn vielleicht auch die analytische Methode nicht ganz einwandsfrei ist, so genügte sie für unsere Zwecke, und bei der Übereinstimmung der Werte durfte ich auf eine kompliziertere Versuchsanstellung verzichten. Unter diesen Umständen war es sogar angenehmer, in gleicher Weise wie bei der Analyse der Außenlösungen verfahren zu können, weil dadurch der Vergleich zwischen den Versuchsergebnissen vereinfacht wurde und zuverlässiger erschien, als wenn verschiedene Methoden in Anwendung kamen.

Auf Grund des hier ermittelten Gesamtzuckergehaltes der Zwiebel (ca. 6 % des Frischgewichtes) wurden bei allen Berechnungen 6 % als normal angenommen. Für die Beurteilung der relativen Werte war es ziemlich gleichgültig, ob die Zwiebeln 6 % oder 7 % Zucker enthalten, wenn nur eine annähernde Übereinstimmung des Materials nachgewiesen werden konnte. Auf Genauigkeit kann natürlich kein Anspruch erhoben werden; für diesen Fall hätte man jede zum Versuch verwandte Zwiebel vorher analysieren müssen.

Wir konnten also nachweisen, daß die beiden Zuckerarten in einem anderen Verhältnis exosmieren, als sie in der Zwiebel vorhanden sind. Und wenn auch über die Ursachen dieser Erscheinung einstweilen jede auf experimenteller Grundlage fußende Erklärung fehlt, so beweisen die Analysen aufs neue, daß in der Tat eine Diosmose stattfindet und daß der Zuckergehalt in der Außenlösung nicht etwa auf einem Absterben des Objektes beruht, da in diesem Falle die Kohlehydrate in demselben Verhältnis außen wie innen gefunden werden müßten.

Eine Änderung des Mengenverhältnisses, wie es Puriewitsch (a. a. O., p. 54) für *Zea Mais* usw. fand — im Laufe der Zeit verminderte sich der nicht reduzierende Zucker —, konnte ich nicht feststellen, da sich meine Versuche aus dem angeführten Grunde nur über einige Tage erstreckten.

Die für sämtliche Versuche verwandten Zwiebeln wurden in einem Kellerraum bei einer Durchschnittstemperatur von 10—12° C. aufgehoben; diesem Vorrat wurden auch die für die Analyse der ganzen Zwiebeln erforderlichen Proben entnommen, mit Ausnahme der für die dritte Untersuchung benutzten, die 14 Tage lang im Eisschrank gelegen hatte. Da das Resultat nicht von dem der anderen Analysen abwich, scheint also durch die Verminderung der Temperatur von 12° auf ca. 4° C. keine Änderung in der Zusammensetzung der Zwiebel vor sich zu gehen. Selbstverständlich ist dieser eine Versuch nicht entscheidend und er läßt ebensowenig generelle Schlüsse über die Einwirkung der Temperatur auf den Zuckergehalt der Zwiebel zu, wie ein bei höherer Temperatur angestellter Versuch: In einer Zwiebel, die, ohne zu keimen, vom 1. bis 15. Februar bei einer Temperatur von 33° C. gelegen hatte, fanden sich nur 1,7% Glykose, dagegen 6,3% nicht reduzierende Substanzen, also eine ganz erhebliche Abnahme der Glykose zugunsten der nicht reduzierenden Kohlehydrate. — Weitere Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf den Stoffwechsel der Zwiebel wären besonders wegen des anscheinend abweichenden Verhaltens gegenüber anderen Objekten von Interesse[1]), ebenso wie genauere Bestimmungen der Zuckerarten unter Einwirkung anderer äußerer und innerer Faktoren zB. des Austreibens, worüber hier ein paar orientierende Versuche mitgeteilt sein mögen. — In einer bewurzelten, eben austreibenden Zwiebel fand ich 1,3% Glykose und 2,5% nicht reduzierenden Zucker, während eine an demselben Tage analysierte Zwiebel, die bereits eine ganze Anzahl Blätter entwickelt hatte, 2% Glykose und nur 0,4% nicht reduzierende Kohlehydrate enthielt.

Daß in diesen beiden Analysen die absoluten Zahlen geringer sind, ist ohne weiteres verständlich, da zur Produktion der Wurzeln und Blätter die Nährstoffe verbraucht wurden; und daß im ersten Fall ein größerer Rest als im zweiten blieb, ist ebenso erklärlich, da die zweite Pflanze der ersten in der Entwicklung voraus ist.

1) Vgl. Müller-Thurgau, Beitrag zur Erklärung der Ruheperioden der Pflanzen (Landw. Jahrb. 1885, p. 851 ff.).

Auffällig ist nur, daß bei Beginn des Austreibens mehr Glykose verbraucht war und im zweiten Versuch fast gar kein nicht reduzierender Zucker gefunden wurde. Es scheint demnach nicht unmöglich, daß zur Zeit des Austreibens doch nur die Glykose als Transportzucker verwandt wird; und die Pflanze muß demnach über Regulationsmittel verfügen, um den an sich diosmierenden, nicht reduzierenden Zucker zurückzuhalten. Da in der Zwiebel, die sich im Anfangsstadium des Austreibens befand, immerhin noch 2,5 % nicht reduzierenden Zuckers nachgewiesen wurden, ist nicht anzunehmen, daß gegen Ende der Ruheperiode der ganze Inhalt der Zwiebel in Glykose übergeht, vielmehr scheint es wahrscheinlicher, daß der Umwandlungsprozeß sukzessive erfolgt nach Maßgabe des Verbrauchs. Wenn das der Fall ist, so müßte im Keimungsstadium das Verhältnis der beiden Zuckerarten sowohl wie der Prozentgehalt an Gesamtzucker in den verschiedenen Zwiebelschuppen voneinander abweichen. Das ließe sich allerdings nur durch quantitative Bestimmungen ermitteln; plasmolytische Untersuchungen, die bequemer anzustellen wären, geben uns keinen Aufschluß, da der Turgor, der infolge der Abnahme der Gesamtzuckermenge sinken müßte, durch die Umwandlung der nicht reduzierenden Zuckerarten in Glykose wieder ausgeglichen werden kann.

Übrigens zwingen uns die Resultate dieser beiden Analysen nicht ohne weiteres zu der Annahme, daß — trotz des Übergewichtes des nicht reduzierenden Zuckers in den untersuchten Außenlösungen — die Glykose als Transportzucker Verwendung findet. Gegen die Möglichkeit des umgekehrten Prozesses — Neubildung nicht reduzierenden Zuckers für den Transport — lassen sich ebensowenig Beweise anführen wie für die uns geläufige Vorstellung, daß in jedem Falle Traubenzucker leichter diosmiert als höher molekulare Zuckerarten.

Die nach dem Aufenthalt bei 33° C. analysierte Zwiebel enthielt 1,7 % Glykose und 6,3 % nicht reduzierenden Zucker, also zusammen 8 % Zucker. Wenn nun auch dieser hohe Gehalt auf einer individuellen Eigentümlichkeit beruhen konnte, so war es denkbar, daß durch eine zu lange Inversion eine Veränderung irgend welcher Stoffe eingetreten war, wodurch die reduzierenden Körper eine Vermehrung erfuhren. — Wie nachstehende Versuche zeigen, kann das in der Tat der Fall sein; die Analyse ergab Unterschiede von über 2 %, wenn die für Saccharosebestimmungen vorgeschriebene Inversionszeit überschritten wurde.

Zur Analyse wurden 20 g Zwiebeln in bereits bekannter Weise behandelt und das Filtrat 1/2, 1, 1 1/2 und 2 Stunden lang mit Salzsäure invertiert. In je 50 ccm wurden gefunden:

nach 1/2 stündiger Inversion	0,4250 Cu	= ca.	6,4 %	Gesamtzucker
„ 1 „ „	0,5950 „	= „	8,93 „	„
„ 1 1/2 „ „	0,5975 „	= „	8,96 „	„
„ 2 „ „	0,5670 „	= „	8,50 „	„

Außer den gelösten Zuckerarten enthält also die Zwiebel noch Substanzen, die bei längerer Inversion reduzierende Stoffe abspalten. Vermutlich ist der in den Zwiebeln vorhandene Schleim eine solche Substanz. Nach von Lippmann[1]) enthalten Pflanzenschleime Galaktane, „deren Hydrolyse teils Galaktosen allein, teils Galaktose neben anderen Zuckerarten und Kohlehydraten ergibt.“ Ferner sind in der Zwiebel Pentosane enthalten, die reduzierende Pentosen liefern. Ob derartige Stoffe bei der Zwiebel für den Zuckeraustausch eine Rolle spielen, ist ebensowenig bekannt, wie ihre Bedeutung für den Stoffwechsel überhaupt. Daß sie aber imstande sind, die reduzierenden Stoffe, resp. Zuckerarten um über 2 % zu vermehren, beweist wenigstens, daß sie an dem Stoffaustausch und -umsatz beteiligt sein können. Wenn für eine extravitale Umwandlung auch ein längeres Kochen mit Salzsäure erforderlich ist, so schließt das natürlich nicht aus, daß im lebenden Organismus die Spaltung auf andere Weise erzielt wird.

Für den Nachweis in die Außenlösung exosmierter Zuckerarten kommt der Schleimgehalt als störend nicht in Betracht, da für kolloidale Körper das Plasma gar nicht oder nur in minimalen Mengen permeabel ist. Wir dürfen darum annehmen, daß die in der Außenlösung gefundenen reduzierenden und invertierbaren Zuckerarten als solche diosmiert sind und nicht etwa zum Teil nachträglich bei der Inversion einem Umsatz schleimiger Substanzen oder dergleichen zuzuschreiben sind.

II. Plasmolytische Versuche.

a) *Allium Cepa.*

Werden Schnitte der Zwiebel in eine Salzlösung gelegt und darin 24 Stunden belassen, so findet man, daß der Turgor der

---

1) a. a. O., p. 688.

Zellen nicht gesunken ist, während Schnitte, die in Wasser liegen, nach 24 Stunden einen Turgorabfall zeigen. Die Außenlösung reduziert Fehlingsche Lösung und zwar die Salzlösung geringer als das Wasser. Dieser Versuch bestätigte die Puriewitsche[1]) Beobachtung, daß Salzlösungen den Zuckeraustritt aus isolierten Maisendospermen hemmen, auch für die Zwiebel und bildete den Ausgangspunkt für meine Untersuchungen.

So bequem nun auch die plasmolytische Methode für manche Zwecke zu handhaben ist, besonders dann, wenn es sich um ein Objekt handelt, an dem die Plasmolyse ohne Schwierigkeiten zu beobachten ist, so war es — wie oben erwähnt wurde — für unsere Untersuchungen nicht möglich, mit dieser Methode auszukommen. Hingegen gaben die plasmolytischen Untersuchungen uns in mancher Hinsicht eine Bestätigung der quantitativen Untersuchungen und anderseits konnten manche Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchungen erst durch die Analysenbefunde richtig verstanden werden.

Für die Untersuchung wurden mehrere Zellagen dicke Längsschnitte verwandt, die in ca. 200 ccm Wasser oder Salzlösung gelegt wurden. Längsschnitte wurden aus dem Grunde gewählt, weil die Zellen der Zwiebelschuppen nicht isodiametrisch, sondern etwas gestreckt sind in der Längsrichtung des Blattes. — De Vries[2]) weist darauf hin, daß für vergleichende plasmolytische Untersuchungen nur Gewebestücke benutzt werden sollen, deren Zellen möglichst gleich groß sind und gleichen Turgor haben. Diese Forderung ließ sich für unsere Objekte nur in bedingtem Maße erfüllen, da in einer Zwiebelschuppe die Zellen in der Richtung der äußeren Epidermis immer kleiner werden und oft recht verschieden auf plasmolysierende Lösungen reagierten. Infolge dessen wurden die Epidermiszellen und die in der Nähe der Gefäßbündel liegenden Zellen beim Vergleich der Schnitte ganz außer acht gelassen, da sie einen weit geringeren osmotischen Druck zeigten als die Hauptmasse des Grundgewebes. Aber auch die großlumigeren Zellen des letzteren, das zwischen Gefäßbündel und Epidermis der Innenseite liegt, zeigten oft recht starke Schwankungen in ihrem Turgorwert. Als plasmolytische Grenzlösung wurde darum diejenige Lösung angenommen, die eine deutliche Plasmolyse in mindestens der Hälfte aller in

1) a. a. O., p. 36 ff.

2) Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIV, 1884, p. 443).

Betracht kommenden Zellen hervorrief. Wenn in den Tabellen also zB. steht: Plasmolyse zwischen 0,4 und 0,3 mol. KNO_3-Lösung, so bedeutet das, daß bei 0,3 Mol KNO_3 keine Plasmolyse eintrat, während eine 0,4 molek. Lösung mindestens die Hälfte aller Zellen deutlich plasmolysierte. De Vries[1]) hat in solchen Fällen das Mittel aus beiden Zahlen als Grenzlösung angenommen, während er sonst diejenige Konzentration als Grenzlösung bezeichnet, die eine eben beginnende Plasmolyse in allen Zellen bewirkt.

Wie aus den Tabellen hervorgeht, entspricht der Turgor frisch untersuchter Zellen in den meisten Fällen einer ca. 3,5 %igen KNO_3-Lösung; nach dem Aufenthalt in Wasser sinkt der Turgor fast niemals bis auf einen Salpeterwert von 2 %. Wenn wir nun annehmen, daß die Turgorverminderung darauf beruht, daß der Zucker des Zellsaftes in die Außenlösung diosmiert, so bleibt an osmotisch wirksamer Substanz in der Zelle immer noch soviel zurück, als einer 2,5 %igen KNO_3-Lösung entspricht. Da einige vergleichsweise angestellten Versuche zeigen, daß auch nach einem zweitägigen Aufenthalt der Schnitte in Wasser keine weitere Turgorabnahme zu beobachten ist, dürfen wir annehmen, daß innerhalb der Versuchsdauer der überhaupt mögliche Austausch vollzogen ist, denn bei den Dimensionen der Schnitte ist nicht anzunehmen, daß bei längerem Aufenthalt in Wasser oder Salzlösung an dem Resultat etwas wesentliches geändert würde.

Da die Wassermenge im Vergleich zu der Masse des Objektes eine sehr reichlich bemessene ist, dürfen wir es für ausgeschlossen halten, daß durch die Diffusion in der Außenlösung eine dem Zellinnern entsprechende Konzentration erreicht ist, die eine weitere Exosmose unmöglich machte.

Es fragt sich nun zunächst, was in die Außenlösung dringt. Wir wissen aus den quantitativen Bestimmungen, daß ca. 3 % Glykose und 3 % einer anderen nicht reduzierenden Zuckerart in der Zwiebel vorhanden sind und wir wissen ferner, daß die Außenlösung Fehlingsche Lösung reduziert. — Eine einfache Rechnung zeigt nun, daß die 6 % Gesamtzucker etwa einer 1 %igen Salpeterlösung isotonisch sind, wenn wir der Rechnung gleiche Teile Glykose und der anderen Zuckerart zugrunde legen. Befinden sich also die Zuckerarten in gelöster und diosmierender Form in der Zwiebelzelle, so müßte, da der Turgor sich nach dem Aufenthalt der Zellen

[1]) a. a. O., 459 ff.

in Wasser um einen Wert von 1 % KNO_3 vermindert hat, nahezu aller Zucker exosmiert sein, und die in der Zelle zurückbleibenden osmotisch wirksamen Stoffe müßten, zwar in gelöster Form, andere nicht diosmierende Substanzen sein. Nun finden wir aber, daß die Schnitte nach sorgfältigem Abwaschen immer noch eine starke Reaktion mit Fehlingscher Lösung geben, was beweist, daß der Zucker nicht aus den Zellen verschwunden ist. Daß infolge des Aufkochens etwa Schleim oder ähnliches in reduzierende Substanz verwandelt würde, ist nicht anzunehmen, da, wie wir nachgewiesen haben, hierzu eine längere Inversion nötig ist.

Jedenfalls können wir aus den Versuchsergebnissen folgern, daß nicht aller Zucker aus den Zellen in die Außenlösung gelangte; der in der Zelle verbleibende Zucker muß demnach in einer nicht diosmierenden Form vorhanden sein, oder die Durchlässigkeit der Plasmahaut hat sich geändert. — Da also die Exosmose nicht bis zur Entleerung der Zwiebel weiter geht, bestätigen die Versuche die aus den Analysenbefunden gezogenen Schlüsse, daß nämlich nach Herstellung einer bestimmten Innenkonzentration keine weitere Exosmose erfolgt; letztere wird also nicht sistiert durch eine gewisse Konzentration der Außenlösung.

Überblicken wir nun die mit Salzlösungen angestellten Versuche, so finden wir in den meisten Fällen, daß der Turgor nicht sinkt, sondern daß er auf dem für frische Schnitte gefundenen Werte stehen bleibt. Daß sich die geringe Menge des in der Außenlösung befindlichen Zuckers nicht durch Sinken des Turgors bemerklich macht, beruht offenbar nur auf dem angewandten Verfahren, mit plasmolytischen Lösungen zu arbeiten, die unter sich um verhältnismäßig große Werte (1 % KNO_3) schwanken. Viel genauere Untersuchungen ließen sich aber wegen des ungleichmäßig reagierenden Objektes nicht anstellen und um brauchbare Vergleichswerte zu erhalten, genügte die Methode.

Bei den quantitativen Analysen mußte ich mich mit der Untersuchung weniger Konzentrationen begnügen und konnte nur eine beschränkte Anzahl von Salzen auf ihre Wirksamkeit prüfen. Mit Hilfe der plasmolytischen Methode ließen sich indessen ohne großen Zeitaufwand die Versuche etwas weiter ausdehnen; so kamen zur Anwendung als Außenlösung außer KNO_3 noch KCl, NH_4Cl, $NaCl$, $CaCl_2$, K_2SO_4 und ameisensaures Na. Mit Ausnahme eines Versuches mit einer 2%igen NH_4Cl-Lösung (Vers. XVII, s. Tabelle), in welchem der Turgor sank, blieb bei allen anderen Lösungen der

Turgorwert derselbe, wie zu Anfang des Versuches. Dem negativen Resultat mit der 2 %igen NH_4Cl-Lösung ist keine weitere Bedeutung beizumessen, da eine 1 %ige und 0,5 %ige Lösung desselben Salzes keinen Abfall hervorrief. Die gleiche Wirkung wie die Salzlösungen hatten eine 1 %ige und 10 %ige Rohrzuckerlösung; Traubenzucker wirkte rasch schädlich auf die Schnitte, ebenso wie Rohrzucker bei längerem Stehen, wohl infolge von Bakterienentwicklung.

In den Versuchen XXI—XXV ist als Salpeterwert für den Turgor frischer Schnitte 0,5—0,4 Mol KNO_3 pro Liter angegeben. Die in Salzlösungen gelegten Schnitte zeigen eine Turgorsenkung von 1 % KNO_3-Wert und die in Wasser einen Abfall von 2 % KNO_3. Es ist nun nicht anzunehmen, daß in diesen Versuchen soviel mehr an osmotisch wirksamer Substanz in die Außenlösung gelangt sein sollte, wie in den übrigen Versuchen. — Der größere Turgorwert zu Anfang hängt möglicherweise mit der Temperatur zusammen. (Diese Versuche wurden vom 4. bis 16. Dezember angestellt.) Es ist bekannt, daß bei niedriger Temperatur der Turgor steigt[1]), und zwar scheint das darauf zu beruhen, daß selbstregulatorisch osmotisch wirksame Stoffe, die dem der betreffenden Temperatur angepaßten Gleichgewichtszustand entsprechen, gebildet werden[2]).

Allerdings steht ein durch Temperaturerniedrigung bewirkter Umsatz in Widerspruch zu der Analyse der im Eisschrank gehaltenen Zwiebel, deren Zusammensetzung, was den Zucker angeht, keine andere war, als die bei 12° C. aufgehobene. Daß überhaupt eine Turgorregulation ohne Schwierigkeit bewerkstelligt werden kann, ist bei der Höhe des Prozentsatzes an höhermolekularem Zucker anzunehmen. Vielleicht spielen ja auch in Fällen, wie den angeführten, die Galaktane und Pentosane eine Rolle; doch sind das natürlich lediglich Vermutungen und eine nähere Einsicht in diese Verhältnisse wird erst nach weiteren hierauf gerichteten Untersuchungen gewonnen werden können. — Daß übrigens gelegentlich eine Turgorerhöhung bewirkt werden kann, zeigt der Versuch XX; wir finden da plötzlich nach sechsstündiger Einwirkung einer hypotonischen Salzlösung einen Salpeterwert von über 0,4 Mol, während das frisch untersuchte Material durch eine 0,4 mol. Lösung plasmolysiert wurde.

1) Copeland, Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Dissert. Halle 1896.

2) Pfeffer, Physiologie 2. Aufl., I., p. 514. — Vgl. Müller-Thurgau, a. a. O.

Wenn wir eine Turgorsteigerung annehmen, die in keiner Beziehung zu den exosmierten Kohlehydraten steht, so muß zu Anfang oder während des Versuches eine Rückregulation stattfinden, die unabhängig von der Exosmose verläuft. Vielleicht würden in kurzen Intervallen ausgeführte plasmolytische Untersuchungen darüber Auskunft geben.

Da die Konzentrationen der bisher angewandten Salzlösungen zwischen 0,2 und 0,05 Mol pro Liter (entsprechend einer 2 bis 0,5%igen KNO_3-Lösung) schwankten, und da sie alle in gleicher Weise den Zuckeraustritt hemmten, war es von Interesse, den Grenzwert festzustellen, bei dem noch eine Hemmung erfolgt. Die Versuche XXV und XXVI geben uns darüber Aufschluß; wir sehen, daß noch bei Anwendung einer 0,04 mol. KCl-Lösung und der isotonischen KNO_3-Lösung (ca. 0,4%) eine Reaktion erfolgt. Selbst eine 0,02 mol. KNO_3-Lösung ist noch nicht ganz wirkungslos; obwohl zwar alle Zellen durch 3% KNO_3-Lösung plasmolysiert wurden, war die Plasmolyse bei den in Wasser gelegenen Schnitten deutlich stärker. — Wir haben nach diesen Resultaten wohl das Recht, anzunehmen, daß auch die Zuckerdiosmose gehemmt wird, obgleich keine vergleichenden Untersuchungen angestellt wurden. Ist diese Annahme richtig, so beweisen uns auch die letzten Versuche wieder, daß die Exosmose nicht deswegen sistiert wird, weil in der Außenlösung eine Konzentration erreicht wird, die etwa derjenigen des Zellsaftes annähernd isotonisch wäre.

Wir haben die angestellten plasmolytischen Versuche stets in Beziehung zu den durch die quantitative Analyse gewonnenen Ergebnissen gebracht und sind zu übereinstimmenden Resultaten gelangt. Und zwar wurde bei Beurteilung der durch die plasmolytische Methode gewonnenen Resultate der Turgor mit dem osmotischen Druck identifiziert; wenn nun auch diese Gleichstellung für manche Fälle bedenklich erscheint, wie Pantanelli[1]) eingehend erörtert, so können wir nach Angabe desselben Autors bei höheren Pflanzen im allgemeinen auf eine Analyse der Turgorkraft verzichten, da der durch die kryoskopische Methode gefundene Wert des osmotischen Druckes mit dem durch die plasmolytische Methode ermittelten Turgorwert annähernd übereinstimmt. Dehnung der Membran und Quellungsdruck des Plasma kommen für höhere Pflanzen im wesent-

1) Zur Kenntnis der Turgorregulationen bei Schimmelpilzen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIX, 1904, p. 309).

lichen nur dann in Frage, wenn es sich um embryonale Gewebe und um anormale Verhältnisse handelt.

Sämtliche Versuche wurden bei Zimmertemperatur angestellt, da sich herausstellte, daß bei Schnitten, die im Eisschrank gestanden hatten, kein Unterschied in bezug auf den plasmolytischen Grenzwert bemerkbar war; ebenso sank der Turgor bei 33° C. nicht tiefer als bei 17°. Diese Empfindungslosigkeit gegen Temperaturunterschiede, die im Widerspruch zu den Resultaten der quantitativen Analyse steht, erklärt sich offenbar aus der etwas groben Methode. Würden Lösungen geringerer Konzentrationsunterschiede für die plasmolytischen Untersuchungen zur Anwendung gekommen sein, so hätte man wahrscheinlich einen kleinen Ausschlag beobachten können. — Ein Aufenthalt der Objekte im Eisschrank aus Gründen der Konservierung war unnötig, da ein Versuch durchweg nicht über 24 Stunden ausgedehnt wurde und verhältnismäßig wenig Schnitte in relativ großen Wassermengen lagen.

b) *Beta vulgaris.* — Rote Rübe und gelbe Futterrübe.

Im Anschluß an die plasmolytischen Untersuchungen an der Zwiebel wurden vergleichsweise einige Versuche mit Rüben angestellt, die sich im wesentlichen genau so verhielten, wie die Zwiebeln: Abnahme des Turgors beim Liegen im Wasser und keine Turgorsenkung in Salzlösungen. Da keine systematisch angestellten chemischen Analysen zum Vergleich mit den plasmolytischen Befunden herangezogen werden konnten, so würde der Hinweis auf die Übereinstimmung mit den bei Zwiebeln gefundenen Resultaten als Ergänzung zu den bisherigen Mitteilungen genügen. — Indessen möchte ich einige Beobachtungen anführen, die eine weitere Untersuchung der Turgorregulationen wünschenswert erscheinen lassen.

Gelegentlich stellte ich Zwiebel- und Rübenschnitte im Keller unter die Wasserleitung, um die möglichen Nachteile, die ein längerer Aufenthalt in einem Gefäß mit demselben Wasser für die Schnitte haben könnte, auszuschalten. Während nun die Zwiebelzellen den gleichen Turgorrückgang wie in stehendem Wasser zeigten, konnte man an den Rübenzellen beobachten, daß infolge der Berührung mit fließendem Wasser der Turgor nicht nur nicht abnimmt, sondern vielfach sogar über den anfänglichen Wert hinaus steigt, wie nachstehende Beispiele zeigen mögen.

Rote Rübe.

29. V. 03. Turgor frischer Zellen = 0,6—0,5 mol. KNO_3-Lösung, Schnitte unter fließendes Leitungswasser gebracht.

nach 1 Tag	Plasmolyse zwischen	0,6—0,5	Mol	KNO_3
„ 2 Tagen	„ „	1,0—0,9	„	„
„ 3 „	„ „	0,8—0,7	„	„
„ 4 „	„ „	0,8—0,7	„	„

9. VI. 03. Turgor frischer Zellen = 0,7—0,6 mol. KNO_3-Lösung. Schnitte in ca. 400 ccm stehendes Leitungswasser gelegt.

nach 1 Tag	Plasmolyse zwischen	0,5—0,4	Mol	KNO_3
„ 2 Tagen	„ „	0,5—0,4	„	„
„ 3 „	„ „	0,5—0,4	„	„
„ 4 „	„ „	0,5—0,4	„	„
„ 5 „	„ „	0,5—0,4	„	„
„ 6 „	„ vereinzelt bei	0,4	„	„

20. VI. 03. Turgor frischer Zellen = 0,6—0,5 mol. KNO_3-Lösung. Schnitte unter fließendes Wasser gebracht.

nach 1 Tag	Plasmolyse zwischen	0,7—0,6	Mol	KNO_3
„ 2 Tagen	„ „	0,8—0,7	„	„

Ein Teil der Schnitte wird in stehendes Wasser übertragen.

nach 3 Tagen	(fließend. Wasser)	Plasmol. zw.	0,9—0,8 Mol KNO_3
	(stehend. „)	„ „	0,6—0,5 „ „
nach 4 Tagen	(fließend. „)	„	in 1,0, 0,9, 0,8 Mol KNO_3 einzelner Zellen
	(stehend. „)	„	zw. 0,4—0,3 Mol KNO_3

Futterrübe.

In fließendem Wasser steigt der Turgor nur ausnahmsweise; meistens behalten die Zellen den Wert bei, der an frisch untersuchtem Material gefunden wurde, während beim Liegen in stehendem Wasser eine deutliche Turgorabnahme zu konstatieren war.

Es fragte sich nun, wodurch sich dies sonderbare Verhalten, für das kein Analogon bekannt ist, erklären läßt. Da von vornherein kein Anhaltspunkt gegeben ist, blieb nichts anderes übrig, als gewissermaßen eine Analyse der Eigenschaften des fließenden Leitungswassers vorzunehmen. — Eine konservierende Wirkung war

ausgeschlossen, da leicht nachzuweisen war, daß die in stehendem Wasser liegenden Schnitte während der Versuchsdauer keinen Schaden erlitten; und selbst, wenn die an der Oberfläche liegenden Zellen zum Teil zugrunde gegangen wären, so müßten die intakten Zellen sich ebenso wie bei Berührung mit fließendem Wasser verhalten. — Um den Temperaturunterschied auszuschalten, wurden die Schnitte in stehendem Wasser bei gleicher Temperatur gehalten. — Sollte die Menge des die Schnitte umspülenden Wassers von Bedeutung sein, so mußten Versuche mit größeren oder geringeren Flüssigkeitsmengen verschiedene Resultate liefern. — Es war ferner denkbar, daß durch die ständige Bewegung der Schnitte in dem fließenden Wasser ein Reiz auf das Plasma ausgeübt würde; es wurde daher stehendes Wasser mit einer Anzahl Schnitten in einer großen Schale durch eine für diesen Zweck konstruierte kleine Turbine in ständiger Bewegung gehalten oder ein Glas wurde an einem großen Pendel befestigt, wodurch gleichfalls die in dem Glase befindlichen Schnitte in Bewegung gehalten wurden. — Es mußte festgestellt werden, ob die Schnelligkeit des Ausfließens von Bedeutung sein konnte; daher ließ ich einmal das Wasser tropfenweise, das andere Mal in einem dicken Strahl zufließen. — Um die Wirkung des Sauerstoffs, der den Schnitten im fließenden Wasser natürlich in reichlicherem Maße zu Gebote stand, zu beobachten, ließ ich mit Hilfe eines Stummerschen Aspirators ständig Luft durch ein Gefäß streichen, in dem eine Anzahl Schnitte lagen. Oder es wurde Sauerstoff in ein abgeschlossenes Gefäß mit Wasser geleitet; hier lagen die Schnitte ruhig im Wasser, während durch die Aspiratortätigkeit die Schnitte sich unausgesetzt bewegten.

Schließlich war noch der Eisengehalt des Leipziger Wassers zu berücksichtigen. Schon nach wenigen Tagen bedeckte sich die Gaze, mit der die Steinachsche Siebdose, in welcher sich die Schnitte befanden, verschlossen war, um ein Wegschwimmen der Objekte zu verhindern, mit einer Schicht von Eisenhydroxyd. Um im stehenden Wasser diese Verhältnisse nachzuahmen, wurden ein paar Nägel mit Gaze umwickelt und in das Glas mit den Schnitten gehängt.

Wie ein Blick auf die nachstehende kleine Tabelle lehrt, waren alle Bemühungen, eine Ursache für die bei Anwendung des fließenden Wassers beobachteten Erscheinungen zu finden, leider vergeblich, und wir müssen uns einstweilen mit der Konstatierung der Tatsache begnügen.

Datum	Salpeterwert frischer Schnitte (1 Mol KNO_3 pro Liter = 1,01 %)	Außenlösung	Plasmolytische Grenzlösung (Mol. KNO_3-Lösungen) nach Tagen					
			1	2	3	4	5	6
5. VI. 03	0,6—0,5	stehend. Wasser . . .	0,4—0,3	—	0,4—0,3	0,4—0,3	0,3—0,2	0,3—0,2
11. VI. 03	0,6—0,5	fließend. Wasser . . .	0,6—0,5	0,6—0,5	—	0,6—0,5	—	—
		stehend. Wasser (2 Liter in flacher Schale)	0,4—0,3	0,4—0,3	—	0,4—0,3	—	—
		stehendes Wasser (500 ccm in weithalsigem Glase) . . .	0,4—0,3	0,4—0,3	—	0,4—0,3	—	—
13. VI. 03	0,6—0,5	fließendes Wasser . .	—	0,6—0,5	0,6—0,5	0,6—0,5	—	0,6—0,5
		stehendes Wasser . .	—	0,4—0,3	0,4—0,3	0,4—0,3	—	0,4—0,3
19. VI. 03	0,6—0,5	fließendes Wasser 12,6° C.	0,6—0,5	—	0,6—0,5	—	—	—
		stehendes Wasser (150 ccm) 12,6° C. .	0,4—0,3	—	0,4—0,3	—	—	—
		stehendes Wasser (10 ccm) 18° C. . .	0,4—0,3	—	—	—	—	—
		stehendes Wasser (100 ccm) 18° C. . .	0,4—0,3	—	—	—	—	—
		stehendes Wasser (2 Liter in offener Schale) 16° C. . . .	0,4—0,3	—	0,4—0,3	—	—	—
		stehendes Wasser (2 Liter in offener Schale mit Rührvorrichtung) 16° C.	0,4—0,3	—	0,4—0,3	—	—	—
		stehendes Wasser (400 ccm am Pendel) 16° C.	0,4—0,3	—	0,4—0,3	—	—	—
23. VI. 03	0,6—0,5	fließend. Wasser (rasch fließend) 11° C. . .	0,6—0,5	0,5—0,4	—	—	—	—
		fließendes Wasser tropfenweise 11° C.	0,6—0,5	0,5—0,4	—	—	—	—
		stehendes Wasser . .	0,5—0,4	0,4—0,3	—	—	—	—
		stehendes Wasser (mit Eisen)	0,4—0,3	0,6—0,5	—	—	—	—
		stehendes Wasser (mit Aspirator)	0,4—0,3	0,4—0,3	—	—	—	—
26. VI. 03	0,7—0,6	stehendes Wasser + Sauerstoff	0,4—0,3	0,4—0,3	0,4—0,3	0,5—0,4	—	—

Im allgemeinen reagiert also stehendes Wasser immer gleich; weder die Menge der Außenflüssigkeit, noch die Durchlüftung oder Sauerstoffzufuhr usw. vermögen den Turgorabfall zu verhindern. Gelegentliche Abweichungen kommen allerdings vor und tragen dazu bei, die Vorgänge zu komplizieren. So stieg in dem Versuch mit Sauerstoff am vierten Tage der Turgor um den Wert von 1% KNO_3 und ebenso erreichten die Zellen der Schnitte im Wasser mit den Eisennägeln die ursprüngliche Turgorhöhe am zweiten Tage wieder, nachdem am Tage vorher ein starker Abfall konstatiert werden konnte.

Inwieweit nun der in den Rüben enthaltene Zucker eine Rolle bei der Turgorregulierung spielt, läßt sich aus den Versuchen nicht entnehmen, wahrscheinlich aber keine wesentliche, da der Zucker nur zum geringsten Teil für den hohen Turgorwert verantwortlich zu machen ist. Während die Zuckerrüben durchschnittlich 12% Rohrzucker enthalten, konnte ich für die benutzten roten Rüben z. B. nur eine Gesamtzuckermenge von 2% (bezogen auf das Frischgewicht) feststellen, was höchstens 0,5% KNO_3 entsprechen würde.

Zur Analyse wurden 60 g zerschnittener Rübe nach dem Abwaschen mit Wasser auf 300 ccm gebracht und so lange gekocht, bis alle Zellen tot waren und ihren Inhalt an das Wasser abgegeben hatten.

50 ccm des filtrierten Dekoktes wurden invertiert und in bekannter Weise mit Fehlingscher Lösung behandelt. Es ergaben sich 0,4005 g Cu = ca. 2% Zucker.

Zur Kontrolle wurde der kalt ausgepreßte Saft der Rübe auf Zucker untersucht:

aus 5 ccm Preßsaft erhielt ich ohne Inversion 0,0310 g Cu
und nach Inversion mit HCl: 0,2200 g Cu = ca. 2% Zucker.

Wenn nun der Zuckergehalt in den für die plasmolytischen Untersuchungen benutzten Rüben kein höherer war, als der hier ermittelte, so ist ohne weiteres einleuchtend, daß der Abfall des Turgorwertes beim Aufenthalt der Schnitte in Wasser nicht daraus zu erklären ist, daß der Zucker in die Außenlösung exosmiert, da der Turgor um einen Wert von 2% Salpeter fällt, und die Gesamtzuckermenge nur etwa 0,5% KNO_3 entspricht. Außerdem ist ein Nachweis von Zucker im Wasser nicht immer möglich, wenigstens bei der roten Rübe; es exosmiert also sicher bedeutend weniger als bei der Zwiebel. — Möglicherweise hängt die Menge des austretenden Zuckers mit dem Prozentgehalt des in der Rübe vor-

handenen Zuckers zusammen; wenigstens enthielt die Außenflüssigkeit in einem Versuch mit einer Rübe, die süßer schmeckte als die bisher gebrauchten, größere Mengen Zucker. — Für die Frage der Exosmose wäre eine nähere Untersuchung der roten Rübe jedenfalls von Bedeutung, da der rote Farbstoff des Zellsaftes zur Beurteilung des Lebens der Objekte geeigneter ist, als irgend ein anderes Reagens.

Versuche über die Einwirkung von Äther auf den Zuckeraustausch.

Nach den Erfahrungen, die bisher über die Einwirkung von Äther auf Stoffumsatz und -austausch gewonnen wurden, schien es nicht aussichtslos, zu versuchen, ob die Exosmose des Zuckers durch Narkotisieren beeinflußt werden könne. — Puriewitsch[1]) konnte zeigen, daß die Entleerung von Endospermen durch Ätherwirkung verhindert wird, und er führt das darauf zurück, daß die Bildung der zum Umsatz der Stärke in Zucker nötigen Diastase sistiert wird. Johannssen[2]) fand, daß in reifenden Samen die normalerweise stattfindende Zuckerverminderung durch Äther aufgehalten werden kann und daß unter der Nachwirkung der Narkose eine erhebliche Zuckeransammlung nachzuweisen ist; Crocusknollen verlieren unter der direkten Einwirkung des Äthers Zucker und erst unter der Nachwirkung ist auch hier eine deutliche Zunahme zu beobachten. Ferner konnte Pantanelli[3]) nachweisen, daß bei Schimmelpilzen durch Ätherisierung sowohl die Steigerung wie der Abfall des Turgors und ebenso die Regulation des osmotischen Druckes und der Rückgang der Plasmolyse unter gewissen Bedingungen verzögert wird. — Anderseits wissen wir aber auch, daß die Speicherung der Anilinfarben durch Narkotika nicht beeinflußt wird[4]), und das zeigt uns, daß die Wirkung der Narkotika auf die Vorgänge beim Stoffaustausch keine einheitliche ist. Es wird von Fall zu Fall untersucht werden müssen, ob Äther und andere Narkotika überhaupt von nennenswerter Bedeutung für Stoffaustausch, -speicherung und -wanderung sind und wenn das der Fall ist, wird

1) a. a. O., p. 47.

2) Det kgl. danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, nat.-math. afdel., Bd. VIII, Heft 5. Zusammenf. d. Resultate, No. 4.

3) a. a. O., p. 333.

4) Pfeffer, Über Aufnahme von Anilinfarben usw., a. a. O., p. 328.

zu konstatieren sein, ob der Äther direkt den Umsatz usw. beeinflußt oder ob die Permeabilitätsverhältnisse des Plasmas eine Veränderung erfahren.

Meine an Zwiebelschnitten angestellten Versuche führten zu keinem entscheidenden Resultat; manchmal schien es, als ob der Turgor unter Einwirkung des Äthers beim Liegen der Schnitte in Wasser derselbe bliebe wie bei Beginn des Versuches, in anderen Fällen hingegen war kein Einfluß des Äthers zu erkennen. Sehr häufig wurden in den verschieden konzentrierten Lösungen nur einzelne Zellen plasmolysiert, ein Umstand, der leicht zu Täuschungen Anlaß gibt, da die Schnitte einen durchaus gesunden Eindruck machten und völlig turgeszent waren. Um sich davon zu überzeugen, daß die Zellen in der Tat abgestorben sind, ist es nötig, die Schnitte in starke plasmolysierende Lösungen zu bringen; wenn auch hierin nur vereinzelte Zellen plasmolysiert werden, kann man auf Tötung der übrigen schließen. — Es wurden Versuche mit 0,5 %, 1 % und gelegentlich mit 2 % igem Ätherwasser angestellt; während eine 2 % ige Lösung stets tödlich wirkte, verhielten sich die schwächeren Lösungen verschieden; gelegentlich wirkt eine halbprozentige Lösung schon schädigend auf die Mehrzahl der Zellen und in anderen Fällen bleiben in 1 % iger Ätherlösung alle Zellen lebendig. — Ein paar Beispiele mögen das Gesagte illustrieren:

1. 26. X. 03. Frische Schnitte der Zwiebel werden plasmolysiert durch eine KNO_3-Lösung, deren Konzentration zwischen 4 und 3 % liegt.

Nach einem 24 stündigen Aufenthalt in Wasser resp. 1 % igem Ätherwasser wurden die Schnitte wieder untersucht.

aus Wasser: Plasmolyse zwischen 3 und 2 % KNO_3
aus 1 % Äther: „ „ 4 „ 3 „ „

2. 11. VII. 03. Plasmolyse frischer Schnitte zwischen 4—3 % KNO_3. Nach 6 Stunden

aus Wasser: Plasmolyse zwischen 3—2 % KNO_3
aus 1 % Äther: „ „ 3—2 „ „

3. 28. X. 03. Plasmolyse frischer Schnitte zwischen 4—3 % KNO_3. Nach 24 Stunden

aus Wasser: Plasmolyse zwischen 3—2 % KNO_3
aus ½ % Äther: Plasmolyse bei 4 %, 3 % KNO_3 wenig Zellen
aus 1 % „ : „ „ 4 „ 3 „ „ „ „

Zur Kontrolle werden die Schnitte in 10% KNO_3 übertragen, auch hier wurden nur wenige Zellen plasmolysiert.

Im Anschluß an diese Versuche möchte ich noch eine quantitative Analyse der Außenlösung anführen, aus der hervorgeht, daß der Äther in der Zwiebelzelle irgend eine nicht näher bestimmte stoffliche Veränderung hervorruft, die schließlich zum Absterben der Schnitte führt oder wenigstens eine Begleiterscheinung des Verfalls ist.

Versuch XII. 17—18° C. Je 30 g Zwiebelschnitzel wurden nach dem Abwaschen gelegt in:

1. 400 ccm 0,5%iges Atherwasser
2. 400 ccm 0,2 mol. KCl-Lösung + 0,5% Ather.

Schon am folgenden Tage opalisierten die Flüssigkeiten ein wenig, was ich anfänglich auf beginnende Bakterienwirkung schob, da die Versuche bei Zimmertemperatur angestellt wurden.

Die in der üblichen Weise ausgeführte Analyse der Kohlehydrate in der Außenflüssigkeit ergab an Gesamtzucker für:

1. nach Inversion mit $\frac{n}{5}$ HCl 51,21% der Innenkonzentration.
2. „ „ „ „ 6,9 „ „ „

Nach dem zweiten Tage waren die Flüssigkeiten etwas trübe; beim Kochen mit Fehlingscher Lösung ballte sich der Kupferoxydulniederschlag zusammen, so daß die Filtration sehr langsam verlief; durch Alkoholzusatz wurde ein etwas rascheres Tempo bewirkt. Die Analyse ergab für:

1. nach Inversion an Gesamtzucker 56,47% der Innenkonzentration
2. „ „ „ „ 6,9 „ „ „

Nach dem dritten Tage entstand beim Kochen mit Fehlingscher Lösung eine zähe, etwas schmierige Masse, besonders in Ätherlösung ohne Salze, so daß an ein Filtrieren überhaupt nicht zu denken war. Der Niederschlag aus der Salzlösung ließ sich mit Hilfe großer Mengen Alkohol auf dem Asbestfilter sammeln und verlor schließlich seine zähe Beschaffenheit.

Nach Inversion wurde bestimmt für:

2. an Gesamtzucker 42,73% der Innenkonzentration.

Daß die zähe Masse nicht etwa infolge der Inversion entstand, geht aus dem gleichen Verhalten der direkt mit Fehlingscher

Lösung behandelten Flüssigkeit hervor; die Glykose wurde ebenfalls für sich allein bestimmt. (Vgl. die Schlußtabelle.)

An den ersten beiden Tagen verlief der Versuch ganz normal; der Atherzusatz hat auf die Zuckerdiosmose keinen Einfluß und scheint lediglich die Objekte zu konservieren; jedenfalls war die Trübung kaum beträchtlicher als in der Salzlösung und viel geringer als in der Regel bei reinem Wasser als Außenlösung. — Die Ursache der Veränderung des Kupferoxydulniederschlags konnte im einzelnen nicht näher ermittelt werden. Es muß sich um eine ätherlösliche Verbindung handeln, die nach der Exosmose durch Wasser oder, wahrscheinlicher, durch das Alkali ausgefällt wird und sich in Alkohol wieder löst. Daß dieser die Filtration erschwerende Körper exosmiert ist und nicht etwa aus Zellen stammt, die durch den Äther getötet waren, scheint mir daraus hervorzugehen, daß während der ersten beiden Tage keine Störung des Zuckeraustritts zu bemerken war; würden nach dem zweiten Tage eine erhebliche Menge Zellen abgestorben sein, so könnte der Zuckergehalt der Außenlösung nicht annähernd konstant geblieben sein. Daß anderseits nach dem dritten Tage eine Beschädigung der Objekte durch den Äther eingetreten ist, zeigt die hohe Konzentration an Zucker in der Salzlösung. — Es mußte auf diese Analyse etwas näher eingegangen werden, weil die unklaren Resultate bei der plasmolytischen Behandlung der Schnitte nach der Ätherisierung vielleicht auf eine größere oder geringere Menge jenes ätherlöslichen Stoffes in den einzelnen Zwiebeln zurückzuführen sind. — Weitere Untersuchungen mit Atherwasser dürften indes zu keinem Resultat — bezüglich der Einwirkung auf den Zuckeraustritt und die Turgorregulation — führen, bevor nicht über die Natur des erwähnten ätherlöslichen Körpers näheres bekannt ist, und andere Objekte sind vielleicht geeigneter, uns darüber Aufschluß zu geben, inwieweit eine Diffusion gelöster Kohlehydrate resp. Zuckerarten durch Äther verhindert oder verzögert werden kann.

Die Bedeutung der Zuckerdiosmose für die Okologie der Pflanzen.

Wenn es möglich ist, zuckerhaltige Reservestoffbehälter durch die Berührung mit einer genügenden Menge Wassers ganz oder auch nur teilweise zu entleeren, ist die Frage berechtigt, ob Kork und Kutikula einen genügenden Schutz bieten gegen einen Material-

verlust an den feuchten Erdboden. — Daß in der Tat die Kutikula sowohl für Salze, wie für Zuckerarten durchlässig sein kann, hat Joh. K. Göbel[1]) nachgewiesen. Eine 5proz. KNO_3-Lösung drang in 90 Minuten, eine 10proz. Lösung in 30—45 Minuten durch die Kutikula eines *Cynara*-Blattes und erzeugte eine deutliche Plasmolyse in den äußeren Zellagen, ebenso eine 51,3proz. Zuckerlösung nach 2½ Stunden. — Versuche, die ich in dieser Richtung mit Zwiebeln und Rüben anstellte, zeigten, daß ein Verlust an den Boden überhaupt nicht nachzuweisen war, ebensowenig wie ein Eindringen von KNO_3, $CuSO_4$ und $HgCl_2$ in unverletzte Objekte. Trotz wochenlanger Berührung mit konzentrierten Lösungen vermochten diese drei Salze weder den Korkmantel der Rüben noch die Kutikula der Zwiebel zu durchdringen. Nun ist allerdings das Zwiebelblatt besonders geschützt durch eine Wachsschicht, und wenn es für die Praxis auch bedeutungslos ist, ob nach Entfernung der Wachsschicht ein Eindringen der Außenlösungen beobachtet werden kann, so wurde doch versucht, eine benetzbare Stelle durch Reiben mit einem wollenen Tuch und durch vorsichtige Behandlung mit Äther oder verdünnter Sodalösung herzustellen; das gelang aber nicht, ohne daß die Epidermis verletzt wurde. — Ebensowenig wie von außen nach innen irgend eine Lösung durch Kork oder Kutikula resp. Wachsschicht drang, ebensowenig drang Zucker nach außen. Durch Waschen und Behandlung mit Sublimatlösung sterilisierte Zuckerrüben wurden in vorher sterilisierte, mit ausgewaschenem groben Sand gefüllte Glaszylinder gebracht und ziemlich feucht gehalten. Durch Glasröhren, die an einigen Stellen die Rübe an der Berührung mit dem Sand hinderten, wurde für genügende Durchlüftung gesorgt, die übrigens mehr oder weniger schon durch die Grobkörnigkeit des Sandes garantiert war. Nach ungefähr 14 Tagen wurde der Sand ausgelaugt, das Wasser eingedampft und auf Zucker untersucht, doch mit negativem Resultat. — Um eine eventuelle Abgabe von Zucker durch die unverletzte Zwiebelschale zu beobachten, wurde folgendermaßen verfahren: Eine Zwiebel, die von ihren häutigen braunen Hüllen befreit war, wurde mit einem möglichst breiten Streifen Filtrierpapiers umwickelt, dessen eines Ende in eine Schale mit Wasser ragte und dessen anderes Ende in ein tiefer angebrachtes Gefäß geleitet wurde, dessen Boden mit wenig Wasser bedeckt

1) Über die Durchlässigkeit der Kutikula. Leipz. Dissert. 1903, p. 26, 28.

war. Der Papierstreifen wirkte als Heber und infolgedessen wurde die Zwiebel konstant von einem langsamfließenden Wasserstrom umspült. Auf diese Weise war für genügenden Luftzutritt gesorgt und einem Faulen der Zwiebel vorgebeugt. Das Wasser in dem oberen Gefäß wurde nach Maßgabe des Verbrauchs ergänzt und nach ungefähr 14 Tagen das in dem unteren Gefäße angesammelte Wasser auf Zucker untersucht; Fehlingsche Lösung blieb jedoch vollkommen klar. — Negativ, wie diese beiden Versuche, verlief auch ein dritter, der darauf abzielte, Zucker durch die Wurzeln in das umgebende Wasser abzuleiten. Unter normalen Umständen enthalten die Wurzeln mit Ausnahme der Spitzen, und auch diese nur in geringen Mengen, mikrochemisch kaum nachweisbare Spuren von reduzierendem Zucker; es war aber denkbar, daß durch Hemmung der Transpiration der sich entfaltenden Blätter eine Ableitung des zum Vegetationspunkt strömenden Zuckers durch die Wurzeln zu erzielen war. Im Wasser war jedoch kein Zucker nachzuweisen, ob nun ein Teil der Wurzeln dekapitiert war oder nicht; auch konnte in den verschiedenen Regionen der Wurzeln, die mikrochemisch untersucht wurden, keine Zunahme der Glykose beobachtet werden. — Schließlich wurden noch Versuche mit verletzten Rüben und Zwiebeln angestellt, derart, daß aus den Wunden nichts in die Außenlösung gelangen konnte; es kamen lediglich die intakten Stellen mit feuchtem Sand oder Filtrierpapier in Berührung. Dieser Versuchsanstellung lag die Überlegung zugrunde, daß möglicherweise die Exosmose des Zuckers erst infolge des Wundreizes vor sich gehe, daß also unter diesen Umständen eine Exosmose aus unverletzten Zwiebeln oder Rüben garnicht zu erwarten sei, selbst wenn Kork oder Kutikula durchlässig sein sollte. — Wenn nun auch anzunehmen war, daß Kork und Kutikula für Zucker sich als undurchlässig erweisen werde, da von außen nach innen weder Salpeter-, noch Kupfer- oder Sublimatlösung eindrang, so mußte dieser Versuch doch der Vollständigkeit halber ausgeführt werden. Wenn sich nun auch bei dieser Versuchsanstellung kein Zucker in der Außenlösung nachweisen ließ, so ist damit natürlich die Frage, ob die Möglichkeit der Rohrzuckerexosmose, resp. die Exosmose der nicht reduzierenden Kohlehydrate, von der Verwundung abhängig ist, nicht erledigt, und wird auf direktem Wege auch wohl nicht erledigt werden können, eben wegen der Undurchlässigkeit der Kutikula und der Korkschicht.

Aus den angeführten Versuchen geht hervor, daß in der Tat die Gefahr eines Auslaugens durch das Wasser im Boden nicht existiert, jedenfalls dann nicht, wenn die Zwiebeln und Rüben unverletzt bleiben. Aber auch bei Verletzung besteht keine Gefahr; die Exosmose geht viel zu langsam vor sich, um eine erhebliche Schädigung der Pflanze herbeizuführen, da bei der Rübe eine Wundkorkbildung und bei der Zwiebel eine Resorption der Inhaltsstoffe des verletzten Blattes einem die Pflanze schädigenden Substanzverlust Vorschub leistet. Bei allzugroßer Nässe des Erdbodens tritt natürlich Fäulnis ein, besonders bei der Zwiebel; indessen gelingt es, bei starker Luftfeuchtigkeit die Resorption der Inhaltsstoffe verletzter Zwiebelschalen durch die inneren, jüngeren Blätter experimentell zu zeigen. Wenn man nach Entfernung der häutigen Schuppen die Epidermis des ersten fleischigen Zwiebelblattes abzieht und die Zwiebel unter einer Glasglocke in feuchter Luft stehen läßt, so beobachtet man ein langsames Dünnerwerden der äußeren fleischigen Schuppe und nach Verlauf einiger Wochen ist sie in ein dünnes braunes Häutchen verwandelt, das die jüngeren Teile eng umschließt. Daß es sich hier nicht um ein einfaches Austrocknen handelt, erkennt man leicht aus dem Vergleich mit einem Blatte, das isoliert während der Versuchsdauer sich selbst überlassen wurde; dieses bleibt viel dicker und nimmt eine hornartige Beschaffenheit an. — Eine derartige Resorption ist bei den Zwiebeln übrigens ein normaler Prozeß; bekanntlich werden bei einer Anzahl Zwiebeln die Laubblätter dadurch zu Reservestoffbehältern, daß die Basis des Blattes anschwillt, indem sie die Assimilate aus den Spitzenteilen anhäuft, und wenn wir von einer Zwiebel die Häute entfernen, so wird meistens das äußere fleischige Blatt allmählich braun und verliert seinen Inhalt an die jüngeren, sodaß nach wenigen Wochen die Zwiebel wieder ihr normales Aussehen erhält. — Ich könnte hier noch eine Reihe anderer Beobachtungen anführen, die für die Biologie der Zwiebelgewächse von Bedeutung sind, doch würde ich damit den Rahmen dieser Untersuchungen überschreiten.

Hier sei nur noch erwähnt, daß selbst dann, wenn wirklich das äußere Zwiebelblatt verfaulen sollte, damit noch keinesfalls eine Gefahr für das Leben der Zwiebel verbunden sein muß, da, wie allgemein bekannt sein dürfte, die jüngeren Teile weit resistenter gegen Infektion durch Fäulnisbakterien sind.

Zusammenfassung und Schluß.

Den Ausgangspunkt unserer Untersuchungen bildete die Beobachtung Puriewitschs, daß durch anorganische Salzlösungen die Entleerung der Maisendosperme gehemmt wird.

Puriewitsch[1]) fand, daß sich Salzlösungen wie isotonische Zuckerlösungen verhalten, daß also um so mehr Stärke aufgelöst wird, je verdünnter die Salzlösung ist. Es war nun das nächstliegende, für die Hemmung lediglich die osmotische Leistungsfähigkeit der Außenlösung verantwortlich zu machen; dann aber mußte überhaupt kein Umsatz der Stärke in Zucker erfolgen, wenn als Außenlösung von Anfang an eine iso- oder hypertonische Lösung zur Anwendung kam. Das scheint aber nicht der Fall zu sein; denn Puriewitsch (a. a. O., p. 39, 40) glaubt, daß die beginnende Plasmolyse „die Hauptrolle in der Hemmung der Entleerung" spielt. Infolge der Plasmolyse soll sich das Austreten der Auflösungsprodukte verlangsamen und erst infolge der Anhäufung der Auflösungsprodukte tritt eine Einstellung der Diastaseproduktion ein, während Narkotika direkt hemmend auf die Diastasebildung wirken.

Nach Puriewitsch findet also eine Auflösung der Stärke und damit eine Steigerung des osmotischen Druckes im Zellinnern statt; dadurch müßte aber sehr bald die beginnende Plasmolyse wieder ausgeglichen sein, und damit die Ursache der Hemmung in Wegfall kommen. — Daß die Salze in der Außenflüssigkeit nicht die Auflösung der Stärke beeinflussen, schließt Puriewitsch daraus, daß in den Zellen der Lupinenkotyledonen „trotz der Hemmung des Entleerungsprozesses eine große Menge Asparagin" gefunden wurde (vgl. a. a. O. Vers. 76). — Im übrigen hat auch Puriewitsch (a. a. O., p. 47) selbst gefunden, daß eine Hemmung der Exosmose schon durch verdünntere Lösungen erzielt werden kann; zur Erklärung dieser Erscheinung ist natürlich die beginnende Plasmolyse als Hemmungsfaktor nicht verwendbar; Puriewitsch glaubt in diesem Fall, eine Permeabilitätsänderung des Plasmas annehmen zu müssen, denn — so argumentiert der Autor — ein gegenseitiger Austausch der Außen- und Innenlösung bis zur Erreichung einer physikalischen Gleichgewichtslage kann nicht stattfinden, da sonst bedeutend mehr Stärke gelöst werden müßte, als es in der Tat der

1) a. a. O., p. 37/38.

Fall ist; es wird auch hier nur soviel Stärke gelöst, bis die Zuckerkonzentration im Innern der Zelle eine weitere Diastasebildung ausschließt.

Nachdem sich nun herausgestellt hatte, daß der Zuckeraustritt auch bei der Zwiebel durch Salzlösungen gehemmt wurde, schien es nicht aussichtslos, an diesem Objekt die von Puriewitsch nur beiläufig behandelten Fragen etwas eingehender zu studieren. Die Zwiebel schien besonders deswegen ein geeignetes Objekt zu sein, weil sie nach allgemeiner Annahme zum größten Teil Glykose enthielt. Es fiel also von vornherein der Umsatz von Stärke in Zucker fort und damit erledigte sich gleichzeitig die Frage, ob durch die Salzlösungen direkt oder indirekt die Diastasebildung gehemmt wurde; ferner war nach Puriewitsch die Möglichkeit gegeben, die Zwiebeln vollständig zu entleeren, woraus hervorging, daß wir es nur mit diosmierenden Zellinhaltsstoffen zu tun hatten. Wenn diese Voraussetzungen richtig waren, so blieb nur zu untersuchen, ob die Hemmung abhängig ist von dem osmotischen Druck der Außenlösung, ob also eine Entleerung so lange stattfindet, bis ein Gleichgewicht hergestellt ist. Wäre das nicht der Fall, so hätte man entweder an eine Veränderung der Durchlässigkeitsfähigkeit der Protoplasmahautschicht zu denken oder an eine durch das Salz hervorgerufene, nicht diosmierende Verbindung. Jedenfalls wären die Verhältnisse bei der Zwiebel leichter zu überschauen gewesen, als an anderen Objekten, deren Stoffaustausch an einen mehr oder weniger komplizierten Stoffumsatz gebunden ist.

Wie aber aus den mitgeteilten Untersuchungen hervorgeht, lagen die Dinge nicht so einfach, wie man erwarten sollte. Die Glykose ist, soweit wir es mit der ruhenden Zwiebel zu tun haben, weder der Hauptbestandteil des Zellsaftes, noch exosmiert sie besser und rascher als andere nicht direkt reduzierende Kohlehydrate. Im Gegenteil, wir fanden, daß an reduzierenden und invertierbaren Kohlehydraten etwa gleiche Teile in der Zwiebel vorhanden sind, und daß die nicht reduzierenden Zuckerarten in bei weitem größerer Menge in die Außenlösung diosmierten, sowohl in Salzlösung als in Wasser. Damit war zunächst in Frage gestellt, ob Zwiebeln wirklich bis zur Erschöpfung entleert werden können, da Puriewitsch bei seinen Versuchen nur die Glykose berücksichtigt hat. Meine Versuche machen es wahrscheinlich, daß die Entleerung nur eine partielle ist, was besonders aus den Versuchen mit verschieden großen Wassermengen hervorgeht. — Die mit

Salzlösungen angestellten Versuche unterscheiden sich von den vorigen dadurch, daß die Gesamtmenge des exosmierten Zuckers eine bedeutend geringere ist, als wenn die Schnitte in Wasser liegen; aber das Verhältnis zwischen Glykose und nicht reduzierendem Zucker bleibt nach wie vor dasselbe, sodaß, bei den oft sehr geringen Mengen Glykose, die Frage diskutiert werden mußte, ob überhaupt Glykose in die Außenflüssigkeit dringt und ob ihre Gegenwart nicht etwa auf einen analytischen Fehler oder auf ein Absterben einzelner Zellen zurückzuführen ist. Indessen konnten die Bedenken durch einen Sterilversuch, der deutlich eine Exosmose der Glykose zeigte, und durch eine kritische Untersuchung der angewandten Methodik beseitigt werden. — Leider war es aber nicht möglich, irgend eine Beziehung zu finden zwischen dem Verhältnis der beiden Zuckerarten und irgendwelchen äußeren Umständen. Wie die absoluten Werte des exosmierten Gesamtzuckers in den einzelnen Versuchen starken Schwankungen unterlagen, so schwankte unter den gleichen Bedingungen das Verhältnis zwischen dem exosmierten Traubenzucker und dem nicht reduzierenden Kohlehydrat. Wir müssen daher diese Frage einstweilen unbeantwortet lassen, ebenso wie wir nicht in der Lage sind, festzustellen, weshalb die beiden Zuckerarten nicht in dem Verhältnis in die Außenlösung gelangen, wie sie im Zellsaft vorhanden sind. Es würde allen Erfahrungen widersprechen, wenn wir annehmen wollten, daß die Glykose schwerer exosmierte als nicht reduzierender Zucker, oder daß die Glykose erst in höher molekulare Zuckerarten übergeführt werden müßte, um leichter das Plasma passieren zu können.

Soviel indes steht fest, daß beide Arten Zucker exosmieren können, und es war darum zunächst die Frage zu erledigen, inwieweit die Herstellung einer Gleichgewichtslage zwischen Außenlösung und Zellsaft für die Hemmung in Betracht kam. Die Versuche mit verschieden großen Wassermengen zeigten schon, daß es wahrscheinlich bei der Entleerung der Zwiebel garnicht auf die Konzentration der Außenlösung ankommt, daß vielmehr eine bestimmte Innenkonzentration allein maßgebend ist. Das bestätigen auch die Versuche mit Salzlösungen; es konnte durch eine einfache Rechnung gezeigt werden, daß trotz der Hemmung der Exosmose die Konzentration der Außenlösung niedriger ist als diejenige des Zellsaftes. Bei dieser Rechnung wurde ein Eindringen der Salze in die lebendige Zelle berücksichtigt, die in der Tat stattfindet —

wenigstens konnte ich ein Eindringen des Cl-Ions, wie es bereits van Rysselberghe[1]) nachgewiesen hat, beobachten. — Die Zwiebel enthält so gut wie gar kein Cl; behandelt man aber Schnitte, die in einer Chloridlösung gelegen haben, nach gehörigem Abwaschen mit destilliertem Wasser, mit $AgNO_3$-Lösung, so kann man ganz deutlich beobachten, daß in allen Zellen ein gleichmäßiger Niederschlag von AgCl entstanden ist. — Der Nachweis des Eindringens der Chloride konnte auch durch Titration der Außenlösung geführt werden.

Wenn also, wie wir sahen, die Hemmung des Zuckeraustritts nicht bedingt ist durch eine osmotische Gleichgewichtslage zwischen Außenflüssigkeit und Zellsaft, so fragte sich zunächst, ob nicht doch im Zellsaft eine nicht diosmierende Zuckerart vorhanden sein könnte. Es wurde darauf hingewiesen, daß zur Entscheidung dieser Frage vor allem eine genaue Kenntnis der chemischen Natur aller in der Zwiebel vorhandenen Zuckerarten notwendig ist, damit dieselben einzeln auf ihre Fähigkeit, das Plasma zu passieren, geprüft werden können. Solange derartige Untersuchungen nicht vorliegen, müssen wir uns damit begnügen, auf indirektem Wege die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Annahme darzutun. — Handelte es sich um eine Verbindung, die erst durch Umsatz in eine diosmierende Form übergeführt werden müßte, so wäre das an sich noch kein Grund für eine nur partielle Exosmose, wenn Wasser als Außenflüssigkeit benutzt wird. Wir wissen aus Puriewitschs Versuchen, daß die Entleerung stärkehaltiger Reservestoffbehälter vor sich geht, wenn für eine genügende Ableitung des Zuckers gesorgt ist, und bevor nicht das Gegenteil nachgewiesen wird, haben wir keine Veranlassung zu der Annahme, daß bei der Zwiebel, sofern ein Stoffumsatz notwendig ist, dieser nicht eingeleitet werden sollte, wenn für eine Entfernung der exosmierten Stoffe gesorgt ist. Ferner erscheint die Annahme einer dritten Zuckerart ausgeschlossen, weil das eigentümliche Verhalten der beiden diosmierenden Kohlehydrate doch wohl darauf hinweist, daß für die Exosmose andere Faktoren in Betracht kommen als die chemische Konstitution, da sonst, wie bereits bemerkt wurde, die Glykose leichter in die Außenflüssigkeit dringen müßte als die nicht reduzierende Zuckerart. — Nehmen wir also an, daß im Zellsaft keine anderen Verbindungen — soweit es sich um gelöste Kohlehydrate handelt —

1) Van Rysselberghe, Mémoires publ. par l'académ. roy. de Bruxelles, 1899.

vorhanden sind, wie die in die Außenlösung exosmierten, so käme für eine Erklärung der Hemmung durch die Salze eine Verhinderung des Umsatzes nicht mehr in Betracht. Es wäre dann nur noch denkbar, daß die von außen eindringenden Salze mit den Kohlehydraten Verbindungen eingingen, die nicht diosmieren können, oder daß die Salze auf irgend eine Weise die Durchlässigkeit der Plasmahaut verändern. — Was den ersten Fall anbetrifft, so ließen sich darüber genauere Aufschlüsse geben, wenn exaktere Untersuchungen über den osmotischen Druck des Zellinhaltes während der Versuchsdauer vorlägen. Vielleicht wären kryoskopische Untersuchungen in Verbindung mit plasmolytischen und chemischen Methoden zur Klarstellung unserer Frage am geeignetsten. — Indessen dürfen wir auf Grund unserer durch plasmolytische Versuche gewonnenen Resultate immerhin schließen, daß derartige Neubildungen nicht diosmierender Verbindungen unwahrscheinlich sind, weil dadurch aller Voraussicht nach ein Sinken des osmotischen Druckes eintreten würde. Nach unseren Untersuchungen bleibt jedoch der Turgor unter Einwirkung der Salzlösungen stabil und außerdem zeigt die Chlorsilberreaktion, daß in der Tat freie Cl-Ionen im Zellsaft enthalten sind. — Es bleibt also nur übrig, eine Veränderung der Permeabilität des Plasmas für die Hemmung der Zuckerexosmose anzunehmen.

Damit lägen also für den Zuckeraustritt der Zwiebel die Verhältnisse ähnlich wie in dem von Nathansohn[1]) untersuchten Fall des Chloridaustritts aus Codium; allerdings gelang es mir nicht, nachzuweisen, daß der Zuckeraustritt durch irgend eine Substanz der Außenlösung, resp. durch deren wechselnde Konzentration reguliert werden kann. Vielmehr schien die Konzentration der Außenlösung ohne irgendwelchen Einfluß auf die Menge des exosmierten Zuckers zu sein. Wir konnten feststellen, daß selbst bei Anwendung sehr verdünnter Salzlösungen kein Sinken des Turgors zu beobachten war, also wahrscheinlich auch kein größerer Zuckerverlust wie bei den Versuchen mit stärkeren Lösungen. — Wie wir uns nun eine Veränderung der Permeabilität im einzelnen vorzustellen haben, darüber vermögen die vorliegenden Versuche keinen Aufschluß zu geben; weitere Untersuchungen werden nötig sein, bevor wir zu den bisher in der

1) a. a. O., p. 264 ff.

Literatur[1]) behandelten Theorien oder Hypothesen über die Durchlässigkeit der Plasmahaut Stellung nehmen können.

Im ferneren Verlauf der Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß die plasmolytische Methode als Ergänzung der quantitativen Bestimmungen brauchbare Resultate lieferte, während plasmolytische Untersuchungen für sich allein betrachtet uns über vieles im Unklaren lassen. Die Versuche mit den Rüben, speziell das eigentümliche, bisher unerklärte Verhalten unter Einwirkung des fließenden Wassers, werden denn auch vermutlich erst durch nähere chemische Analysen für die Kenntnis der Stoffwechselvorgänge verwertbar sein.

Im übrigen konnte konstatiert werden, daß eine Temperaturerniedrigung eine Verminderung der Exosmose zur Folge hat, daß Versuche mit Äther einen unregelmäßigen Verlauf nahmen aus Gründen, die in dem betreffenden Abschnitt angedeutet wurden, und daß den anorganischen Salzen bei bestimmter Konzentration eine weitgehende konservierende Wirkung zukommt, die in methodischer Hinsicht von Wert ist. — Schließlich wurde nachgewiesen, daß trotz der Möglichkeit einer Diffusion eines großen Teiles der Inhaltsstoffe der Rüben und Zwiebeln eine Auslaugung des Zuckers durch die Bodenfeuchtigkeit ausgeschlossen ist, selbst wenn die Objekte verwundet sind.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen wurden im Leipziger botanischen Institut ausgeführt. Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer bitte ich, für die mir zur Verfügung gestellten Institutsmittel und für die vielseitige, meinen Arbeiten förderliche Anregung meinen verbindlichsten Dank entgegennehmen zu wollen.

---

1) Vgl. zB. Nathansohn, a. a. O., ferner: Über die Regulation der Aufnahme anorgan. Salze usw. (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIX, p. 638 ff.) und Weitere Mitteilungen über die Regulation usw. (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XL, p. 403 ff.); Höber und Gordon, Hofmeisters Beiträge V, Heft 9, Juni 1904, und die dort zitierte Literatur.

Belege.

A. Quantitative Bestimmungen.

Allium Cepa.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
No.	Beginn des Versuches	Datum der Analyse	Außenlösung	Reduz. Kohlehydr. in 50 ccm bestimmt als g Cu	Nicht reduz. Kohlehydr. nach Inversion in 50 ccm bestimmt als Cu	Gesamte Menge Kohlehydrate in der Außenlösung als Cu	Gesamtmenge Kohlehydrate in % d. Innenkonzentrat.	Verhältnis d. reduzierenden zu nicht reduz. Kohlehydrat.	Bemerkungen
I.	17./12. 03	18./12.	Wasser	0,0395	0,0860	1,0040	27,38	1 : 2,15	Je 30 g Zwiebelschnitzel in 400 ccm Außenflüssigkeit. Temp. 17—18° C.
			KCl 0,1 mol.	0,0048	—	—	—	—	
			KCl 0,2 „	0,0025	0,0160	0,1480	4,1	1 : 6,8	
			KNO_3 0,1 „	0,0065	0,0160	0,1800	5,0	1 : 2,46	
II.	23./12. 03	24./12.	Wasser	0,0250	0,0515	0,6120	17,0	1 : 2,06	„
			KCl 0,1 mol.	0,0005	0,0185	0,1520	4,2	1 : 37,0	
			KCl 0,2 „	0,0030	0,0140	0,1360	3,77	1 : 4,67	
			KNO_3 0,1 „	0,0005	0,0155	0,1280	3,55	1 : 31,0	
III.	3./1. 04	4./1.	Wasser	0,0900		0,7200	20,0		„ (Flüssigkeiten etwas trübe)
			KCl 0,1 mol.	0,0195		0,1560	4,3		
			KCl 0,2 „	0,0245		0,1960	5,44		
			KNO_3 0,1 „	0,0341		0,2728	7,6		
		5./1.	Wasser	0,1135		0,7945	24,6		
			KCl 0,1 mol.	0,0085		0,0595	2,2		
			KCl 0,2 „	0,0035		0,0245	1,4		
			KNO_3 0,1 „	0,0230		0,1610	5,4		
IV.	7./1. 04	8./1.	Wasser	0,1280		1,0240	28,43		„ (Flüssigkeiten etwas trübe, neutrale Reaktion)
			KCl 0,3 mol.	0,0385		0,3040	8,33		
			KNO_3 0,3 „	0,0440		0,3520	9,8		
		9./1.	Wasser	0,2595		1,8165	54,0		
			KCl 0,3 mol.	0,0200		0,1400	4,9		
			KNO_3 0,3 „	0,0360		0,2520	8,2		
V.	11./1. 04	12./1.	1. Wasser 18° C.	0,1090		0,8720	24,0		„
			2. Wasser 4° C.	0,0395		0,3160	8,8		
		ca. 4° C.	3. KCl 0,1 mol.	0,0215		0,1720	4,8		
			4. KCl 0,1 mol.	0,0150		0,1200	3,3		
			5. Wasser + 0,1 % Traubenzucker	0,0530		0,4240	11,7		

(Fortsetzung der Tabelle.)

1 No.	2 Beginn des Versuches	3 Datum der Analyse	4 Außenlösung	5 Reduz. Kohlehydr. in 50 ccm bestimmt als g Cu	6 Nicht reduz. Kohlehydr. nach Inversion in 50 ccm bestimmt als Cu	7 Gesamte Menge Kohlehydrate in der Außenlösung als Cu	8 Gesamtmenge Kohlehydrate in % d. Innenkonzentrat.	9 Verhältnis d. reduzierenden zu nicht reduz. Kohlehydrat.	10 Bemerkungen
V.	11./1. 04	13./1.	1.	0,2880		2,0160	59,0		1 u. 5 etwas trübe, 2, 3, 4 ganz klar
			2.	0,0630		0,4410	13,3		
			3.	0,0290		0,2030	6,2		
			4.	0,0200		0,1400	4,3		
			5.	—		—	—		
		14./1.	1.	0,3255		1,9530	65,25		1 wird ausgeschaltet, da zu viele Zellen tot
			2.	0,0720		0,4320	14,8		
			3.	0,0280		0,1680	6,06		
			4.	0,0190		0,1140	4,14		
			5.	0,2025		1,2150	36,4		
		15./1.	1.	—		—	—		Die Objekte in der Traubenzuckerlösung sind z. T. zerstört
			2.	0,1070		0,5350	19,7		
			3.	0,0280		0,1400	6,06		
			4.	0,0190		0,0950	4,14		
		16./1.	2.	0,1280		0,5120	22,0		
			3.	0,0315		0,1260	6,46		
			4.	0,0185		0,0740	4,1		
		17./1.	2.	0,1530		0,4590	24,1		
			3.	0,0305		0,0915	6,4		
			4.	0,0180		0,0540	4,04		
		18./1.	2.	0,1765		0,3530	25,4		
			3.	0,0410		0,0820	6,95		
			4.	0,0130		0,0260	4,32		
VI.	16./1. 04	19./1.	Wasser 17—18° steril	0,2780		2,2240	52,95		35 g Zwiebeln in 400 ccm Wasser. Am 19./1. nach Öffnung d. Flasche in den Eisschrank gestellt. Die Flüssigkeit bleibt bis zur Beendigung des Versuchs klar.
		20./1.		0,3005		2,1035	56,7		
		21./1.		0,3233		1,9398	59,96		
		22./1.		0,3360		1,6800	61,47		
		23./1.		0,3540		1,4160	62,97		
		24./1.		0,3690		1,1070	64,25		
		25./1.		0,3815		0,7630	56,47		

(Fortsetzung der Tabelle.)

1 No.	2 Beginn des Versuches	3 Datum der Analyse	4 Außenlösung	5 Reduz. Kohlehydr. in 50 ccm bestimmt als g Cu	6 Nicht reduz. Kohlehydr. nach Inversion in 50 ccm bestimmt als Cu	7 Gesamte Menge Kohlehydrate in der Außenlösung als Cu	8 Gesamtmenge Kohlehydrate in % d. Innenkonzentrat.	9 Verhältnis d. reduzierenden zu nicht reduz. Kohlehydrat.	10 Bemerkungen
VII.	19./1. 04	20./1.	1. Wass. 400 ccm	0,0805		0,6440	17,88		Je 30 g Zwiebelschnitte in 400 ccm Flüssigkeit mit Ausnahme v. 2. 30 g in 800 ccm 3. 60 g in 400 ccm
			2. „ 800 „	0,0445		0,7120	19,78		
			3. „ 400 „	0,1635		1,3080	18,16		
			4. NaCl 0,2 mol.	0,0170		0,1360	3,78		
			5. KCl 0,2 „	0,0260		0,2080	5,78		
		21./1.	1.	0,1120		0,7840	24,0		
			2.	0,0560		0,8400	24,57		
			3.	0,2080		1,4560	22,5		
			4.	0,0245		0,1715	5,24		
			5.	0,0300		0,2100	6,55		
		22./1.	1.	0,1435		0,8610	29,26		
			2.	0,0760		1,0640	32,35		
			3.	0,2730		1,6380	27,90		
			4.	0,0315		0,1890	6,4		
			5.	0,0285		0,1710	6,3		
		23./1.	1.	0,1705		0,8525	33,0		
			2.	0,0825		1,0725	34,69		
			3.	0,3295		1,6475	31,83		
			4.	0,0255		0,1275	5,57		
			5.	0,0280		0,1400	6,24		
		25./1.	1.	0,2060		0,8240	36,96		
			2.	0,0965		1,1580	39,36		
			3.	0,4000		1,6000	35,75		
			4.	0,0235		0,0940	5,35		
			5.	0,0240		0,0960	5,79		
		26./1.	1.	0,2310		0,6930	39,0		
			2.	0,0990		1,0890	40,13		
			3.	0,4285		1,2855	36,94		
			4.	0,0325		0,0975	6,1		
			5.	0,0225		0,0675	5,67		
		27./1.	2.	0,1020		1,0200	40,96		
		28./1.	2.	0,1060		0,9540	41,96		
		29./1.	2.	0,1095		0,8760	42,74		
		30./1.	2.	0,2095		1,4665	62,0		

(Fortsetzung der Tabelle.)

1 No.	2 Beginn des Versuches	3 Datum der Analyse	4 Außenlösung	5 Reduz. Kohlehydr. in 50 ccm bestimmt als g Cu	6 Nicht reduz. Kohlehydr. nach Inversion in 50 ccm bestimmt als Cu	7 Gesamte Menge Kohlehydrate in der Außenlösung als Cu	8 Gesamtmenge Kohlehydrate in % d. Innenkonzentrat.	9 Verhältnis d. reduzierenden zu nicht reduz. Kohlehydrat.	10 Bemerkungen
VIII.	29./1. 04	30./1.	1. KCl 0,2 mol. + 0,1/400 Traubenzucker	0,0265		0,2120	5,88		Je 30 g Zwiebeln auf 400 g Flüssigkeit. Eisschranktemp. ca. 4—5° C.
			2. KCl 0,2 mol. + 1,0/400 Traubenzucker	0,0190		0,1520	4,2		
			3. KCl 0,2 mol. + 0,05/400 Rohrzucker	0,0280		0,2240	6,23		
			4. KCl 0,2 mol. + 0,5/400 Rohrzucker	0,0255		0,2040	5,67		
		31./1.	1.	0,0300		0,2100	6,57		
			2.	0,0255		0,1785	5,48		
			3.	0,0315		0,2205	6,9		
			4.	0,0275		0,1925	6,0		
		1./2.	1.	0,0270		0,1620	6,1		
			2.	0,0400		0,2400	7,9		
			3.	0,0330		0,1980	7,15		
			4.	0,0225		0,1350	5,2		
		2./2.	1.	0,0390		0,1950	7,7		
			2.	0,0350		0,1750	7,2		
			3.	0,0410		0,2050	8,26		
			4.	0,0330		0,1650	6,67		
		3./2.	1.	0,0385		0,1540	7,67		
			2.	0,0220		0,0880	5,76		
			3.	0,0440		0,1760	8,6		
			4.	0,0425		0,1700	7,7		
IX.	8./2. 04	9./2.	1. KNO_3 0,2 mol.	0,0200		0,1600	4,45		Je 30 g Zwiebel auf 400 ccm Flüssigk. Eisschranktemp. ca. 4—5° C.
			2. KNO_3 0,2 „ + 1% Traubenzucker	0		0	0		
		10./2.	1.	0,0230		0,1610	5		
			2.	0,0010 in 25 ccm		0,0140	0,65		
		11./2.	1.	0,0245		0,1470	5,25		
			2.	0,0046 „		0,0598	1,7		
		12./2.	1.	0,0250		0,1250	5,35		
			2.	—		—	—		

(Fortsetzung der Tabelle.)

1 No.	2 Beginn des Versuches	3 Datum der Analyse	4 Außenlösung	5 Reduz. Kohlehydr. in 50 ccm bestimmt als g Cu	6 Nicht reduz. Kohlehydr. nach Inversion in 50 ccm bestimmt als Cu	7 Gesamte Menge Kohlehydrate in der Außenlösung als Cu	8 Gesamtmenge Kohlehydrate in % d. Innenkonzentrat.	9 Verhältnis d. reduzierenden zu nicht reduz. Kohlehydrat.	10 Bemerkungen
IX.	8./2. 04	13./2.	1.	0,0330		0,1320	6,24		
			2.	0,0523	in 25 ccm	0,5753	16,26		
		14./2.	1.	—		—	—		
			2.	0,0585	"	0,5850	17,98		
		15./2.	1.	0,0400		0,0800	6,63		
			2.	0,1835	in 50 ccm	0,8258	26,3		
X.	16./2. 04	17./2.	1. Wasser	0,0370	0,0667	0,8296	23,0	1 : 1,8	Je 30 g Zwiebel in 400 ccm Flüssigkeit. Temp. ca. 4—5° C.
			2. KCl 0,2 mol.	0,0023	0,0222	0,1960	5,44	1 : 9,65	
		18./2.	1.	0,0672	0,1133	1,2635	37,0	1 : 1,69	
			2.	0,0020	0,0255	0,1925	6,0	1 : 12,75	
		19./2.	1.	0,0915	0,0580	0,8970	32,81	1 : 0,63	
			2.	0,0030	0,0270	0,1800	6,45	1 : 9,0	
		20./2.	1.	0,1140	0,2240	1,6900	58,99	1 : 2,0	
			2.	0,0010	0,0400	0,2050	7,97	1 : 40,0	
XI.	22./2. 04	23./2.	1. KCl 0,2 mol.	0,0090	0,0235	0,5180	7,35	1 : 2,6	Je 60 g Zwiebel in 800 ccm Flüssigkeit. Temp. 4—5° C.
			2. KCl 0,3 "	0,0090	0,0250	0,5440	7,56	1 : 2,8	
			3. KCl 0,4 "	0,0100	0,0165	0,4240	5,88	1 : 1,7	
		24./2.	1.	0,0120	0,0290	0,6150	8,99	1 : 2,4	
			2.	0,0127	0,0298	0,6375	9,3	1 : 2,4	
			3.	0,0125	0,0370	0,7425	10,66	1 : 3,0	
		25./2.	1.	0,0120	0,0285	0,5670	8,9	1 : 2,4	
			2.	0,0125	0,0305	0,6020	9,2	1 : 2,4	
			3.	0,0155	0,0350	0,7070	10,88	1 : 2,3	
		26./2.	1.	0,0140	—	—	—	—	
			2.	0,0135	0,0315	0,5850	9,8	1 : 2,3	
			3.	0,0280	0,0235	0,6695	11,0	1 : 0,84	
		27./2.	1.	0,0110	0,0340	0,5400	9,65	1 : 3,0	
			2.	0,0155	0,0335	0,5880	10,45	1 : 2,2	
			3.	0,0195	0,0444	0,7668	13,12	1 : 2,3	
		28./2.	1.	0,0130	0,0380	0,5610	10,56	1 : 2,9	
			2.	0,0230	0,0370	0,6600	12,13	1 : 1,6	
			3.	0,0200	0,0570	0,8470	15,12	1 : 2,85	
		1./3.	1.	0,0165	0,0450	0,6150	12,0	1 : 2,7	
			2.	0,0185	0,0545	0,7300	13,9	1 : 2,9	
			3.	0,0355	0,0765	1,1200	19,98	1 : 2,2	

(Fortsetzung der Tabelle.)

1 No.	2 Beginn des Versuches	3 Datum der Analyse	4 Außenlösung	5 Reduz. Kohlehydr. in 50 ccm bestimmt als g Cu	6 Nicht reduz. Kohlehydr. nach Inversion in 50 ccm bestimmt als Cu	7 Gesamte Menge Kohlehydrate in der Außenlösung als Cu	8 Gesamtmenge Kohlehydrate in % d. Innenkonzentrat.	9 Verhältnis d. reduzierenden zu nicht reduz. Kohlehydrat.	10 Bemerkungen
XII.	5./3.04	6./3.	1. KCl 0,2 mol.	0,0205	0,0575	0,4680	13,93	1 : 2,8	1. 28 g Zwiebel in 300 ccm Flüssigkeit, steril
			2. 0,5 % Äther	0,0625	0,1680	1,8440	51,21	1 : 2,7	
			3. KCl 0,2 mol. + 0,5 % Äther	0,0040	0,0345	0,3080	6,9	1 : 8,6	2. u. 3. Je 30 g Zwiebel in 400 ccm Flüssigk. Temperatur 17 bis 18° C.
		7./3.	1.	0,0210	0,0585	0,3975	14,15	1 : 2,8	
			2.	0,0845	0,1730	1,8025	56,47	1 : 2,0	
			2.	0,0045	0,0255	0,2100	6,9	1 : 5,7	
		8./3.	1.	0,0195	0,0695	0,3560	15,28	1 : 3,6	
			2.	—	—	—	—	—	2. nicht filtrierbar vgl. Text p. 202
			3.	0,0340	0,2110	1,4700	42,73	1 : 6,2	
XIII.	9./3.04	10./3.	1. Wass. 800 ccm	0,0015	0,0125	0,2240	6,21	1 : 8,3	Je 30 g Zwiebeln. Eisschranktemp. 4—5° C.
			2. „ 400 „	0,0060	0,0170	0,1840	5,1	1 : 2,8	
			3. „ 200 „	0,0145	0,0345	0,1960	5,4	1 : 2,4	
		11./3.	1.	0,0020	0,0125	0,2175	6,43	1 : 6,3	
			2.	0,0085	0,0255	0,2380	7,3	1 : 3,0	
			3.	0,0145	0,0425	0,1710	6,1	1 : 2,9	
		12./3.	1.	0,0025	0,0155	0,2520	7,8	1 : 6,2	
			2.	0,0085	0,0305	0,2340	8,0	1 : 3,6	
			3.	0,0190	0,0515	0,1410	6,9	1 : 2,7	

Die Überschriften der einzelnen Spalten machen eine Erklärung der hier mitgeteilten Zahlen überflüssig. Es sei nur erwähnt, daß Wasser stets Leitungswasser bedeutet, daß KCl 0,1 mol. bedeutet, daß in einem Liter 0,1 Grammolekül gelöst sind. Die Zahlen in der Kolumne 7 sind berechnet, und zwar geben sie an, wieviel Zucker (ausgedrückt in Cu) jedesmal in der Außenflüssigkeit vorhanden war, während bei der Prozentberechnung (Spalte 8) jedesmal der ganze, seit Beginn des Versuches exosmierte Zucker berücksichtigt wurde. Wie im Text schon angegeben wurde, liegt dieser Prozentberechnung die Annahme zugrunde, daß in der Zwiebel 6 % Gesamtzucker enthalten sind.

B. Plasmolytische Untersuchungen.

Allium Cepa.

1 No.	2 Beginn des Versuches	3 Datum d. Untersuchung	4 Außenlösung	5 Plasmolytische Grenzlösung frischer Objekte	6 Plasmolytische Grenzlösung nach Einwirkg. d. Außenlösung	7 Bemerkungen
XIV.	12./11. 03	13./11.	1. Wasser	0,4—0,3	0,3—0,2	
			2. KCl $^1/_{500}$		0,4—0,3	
		14./11.	1.		0,3—0,2	
			2.		0,4—0,3	
XV.	25./11. 03	26./11.	1. KCl 2%	0,4—0,3	0,5—0,4	
			2. Wasser		0,3—0,2	
			1.		0,5—0,4	nach 5 Stunden
			2.		0,3—0,2	
XVI.	27./11. 03	28./11.	1. KCl 2%	0,4—0,3	0,5—0,4	Bemerkenswert ist die Steigerung d. Turgors in den letzten beiden Versuchen; vgl. Text p. 192.
			2. Wasser		0,3—0,2	
XVII.	30./11. 03	1./12.	1. KCl 2 %	0,4—0,3	0,4—0,3	
			2. KCl 1 „		0,4—0,3	
			3. KCl 0,5 „		0,4—0,3	
			4. NH_4Cl 2 „		0,3—0,2	
			5. NH_4Cl 1 „		0,4—0,3	
			6. NH_4Cl 0,5 „		0,4—0,3	
			7. Wasser		0,3—0,2	
XVIII.	2./12. 03	3./12.	1. NaCl 2 %	0,4—0,3	0,4—0,3	
			2. NaCl 1 „		0,4—0,3	
			3. NaCl 0,5 „		0,4—0,3	
			4. Wasser		0,3—0,2	
XIX.	3./12. 03	4./12.	1. $CaCl_2$ 2 %	0,4—0,3	0,4—0,3	
			2. $CaCl_2$ 1 „		0,4—0,3	
			3. $CaCl_2$ 0,5 „		0,4—0,3	
			4. NaCl 0,5 „		0,4—0,3	
			5. Wasser		0,3—0,2	
XX.	2./12. 03	2./12.	1. Wasser	0,4—0,3	0,4—0,3	nach 2 Stunden
			2. KCl 2%		0,4—0,3	
			1.		0,4—0,3	nach 4 Stunden
			2.		0,4—0,3	

(Fortsetzung der Tabelle.)

1 No.	2 Beginn des Versuches	3 Datum d. Untersuchung	4 Außenlösung	5 Plasmolytische Grenzlösung frischer Objekte	6 Plasmolytische Grenzlösung nach Einwirkg. d. Außenlösung	7 Bemerkungen
XX.	2./12. 03	2./12.	1.		0,4—0,3	nach 6 Stunden
			2.		0,5—0,4	
		3./12.	1.		0,3—0,2	nach 24 Stunden
			2.		0,4—0,3	
XXI.	19./11. 03	20./11.	1. Wasser	0,5—0,4	0,3—0,2	
			2. KCl 2%		0,4—0,3	
XXII.	4./12. 03	5./12.	1. KNO_3 2 %	0,5—0,4	0,4—0,3	
			2. KNO_3 1 „		0,4—0,3	
			3. KNO_3 0,5 „		0,4—0,3	
			4. Wasser		0,3—0,2	
XXIII.	5./12. 03	6./12.	K_2SO_4 2 %	0,5—0,4	0,4—0,3	Wenn nichts anderes angegeben, ist bei allen Versuchen die Temperat. 17—18° C.
			K_2SO_4 1 „		0,4—0,3	
			K_2SO_4 0,5 „		0,4—0,3	
			Wasser 17° C.		0,3—0,2	
			Wasser 33° C.		0,3—0,2	
XXIV.	8./12. 03	9./12.	Rohrzucker 1%	0,5—0,4	0,4—0,3	
			„ 10 „		0,4—0,3	
			Ameisens. Na 0,5%		0,4—0,3	
			Wasser		0,3—0,2	
XXV.	16./12. 03	17./12.	KCl 0,1 mol.	0,5—0,4	0,4—0,3	
			KCl 0,08 „		0,4—0,3	
			KCl 0,06 „		0,4—0,3	
			KCl 0,04 „		0,4—0,3	
			Wasser		0,3—0,2	
XXVI.	18./12. 03	19./12.	KNO_3 0,08 mol.	0,4—0,3	0,4—0,3	
			KNO_3 0,06 „		0,4—0,3	
			KNO_3 0,04 „		0,4—0,3	
			KNO_3 0,02 „		0,3—0,2	bei 0,3 mol. schwache Plasmolyse.
			Wasser		0,3—0,2	bei 0,3 mol. starke Plasmolyse.

0,1 usw. mol. bedeutet, daß in einem Liter 0,1 usw. Grammmolekül des Salzes gelöst ist.

Die als plasmolytische Grenzlösungen angegebenen Werte, zB. 0,4—0,3, bedeuten, daß in einer 0,4 molekularen KNO_3- oder KCl-Lösung mindestens die Hälfte aller Zellen deutlich plasmolysiert sind, während in einer 0,3 molek. Lösung keine oder nur ganz vereinzelte Zellen plasmolysiert waren. Die Bestimmungen wurden zum Teil mit KNO_3, zum Teil mit KCl-Lösungen ausgeführt; da beide stets das gleiche Resultat lieferten, ist nicht notiert worden, mit welcher der beiden Lösungen in den verschiedenen Versuchen gearbeitet wurde.

Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang.

Teil I.[1] Die geotropische Empfindlichkeit der Pflanzen.

Von

Hans Fitting.

Mit 7 Textfiguren.

Einleitung.

Seit den grundlegenden Versuchen von Knight hat die Lehre vom Geotropismus niemals aufgehört, die Botaniker aufs lebhafteste zu beschäftigen. Zunächst waren es natürlich die geotropischen Reaktionsarten der verschiedenen Pflanzenorgane und ihre Mechanik, die die Aufmerksamkeit auf sich lenkten. Nachdem sich jedoch die Erkenntnis Bahn gebrochen hatte, daß diese Bewegungserscheinungen Reizvorgänge sind, wandte sich die Forschung in neuerer Zeit mehr der Zergliederung des geotropischen Reizvorganges in seine Teilprozesse zu, der Untersuchung dieser Teilprozesse und ihrer Beziehungen zueinander. Der Sitz des geotropischen Perzeptionsvermögens, die Abhängigkeit der Reizperzeption von der Intensität und von der Richtung der Reizkraft sowie von der Zeit ihrer Einwirkung, die Vorgänge bei der Reizperzeption, die Reizschwelle, die Beziehungen zwischen Erregung und Reizdauer, die Art und Weise der Gravitationswirkung auf das sensible Plasma, diese und noch manche andere wichtige Probleme sind, freilich ohne daß der Umfang der experimentellen Grundlagen und die kritische Durcharbeitung der Methoden immer ausreichend gewesen wären, im letzten Jahrzehnte in Angriff genommen worden. Gleichwohl bestehen in unseren Kenntnissen der geotropischen Reizerscheinungen noch eine Anzahl großer Lücken, über die man sich bisher mehr mit Mutmaßungen als durch exakte Beobachtungen

1) Der zweite Teil folgt im nächsten Hefte dieses Bandes.

hinwegzuhelfen suchte. Sie machten sich in jüngster Zeit besonders fühlbar, als man begann, Hypothesen über den geotropischen Perzeptionsvorgang vorzutragen. Es schien mir also der Zeitpunkt nicht schlecht gewählt, durch möglichst exakte und vorurteilsfreie Versuche unsere Kenntnisse zu vervollständigen.

Zwei Jahre lang haben mich die Untersuchungen, über deren Ergebnisse auf den folgenden Blättern berichtet werden soll, fast ohne jede Unterbrechung beschäftigt. Und doch mußte ich mir in der Auswahl der Probleme, die sich in immer größerer Zahl einstellten, große Beschränkung auferlegen. Denn ich war mir wohl bewußt, daß nur eine möglichst intensive Behandlung in experimenteller und theoretischer Hinsicht einen Fortschritt auf dem Gebiete des Geotropismus herbeiführen könnte. Deshalb wird man in meiner Arbeit manche Probleme nicht behandelt finden, über die man wohl Untersuchungen zu haben wünschte und die ich selbst gerne verfolgt hätte, ehe ich zur Veröffentlichung meiner Beobachtungen schritt. Die wachsende Zahl meiner Versuche und Ergebnisse zwang mich aber, vorläufig einmal einen Abschluß zu machen, um den so wie so schon großen Umfang meiner Arbeit nicht über Gebühr zu vergrößern. Auch bei den behandelten Problemen wurde dies nur dadurch möglich, daß ich mich darauf beschränkt habe, die allerwichtigsten und zu einer Beurteilung meiner Ergebnisse notwendigen Versuche mitzuteilen.

Ich wäre nicht in der Lage gewesen, diese Untersuchungen in der Weise, wie es geschehen ist, durchzuführen, wenn mir nicht der Direktor des botanischen Institutes in Tübingen in liberalster Weise die Geldmittel des Laboratoriums zur Verfügung gestellt hätte. Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. v. Vöchting für sein Entgegenkommen meinen aufrichtigsten Dank aussprechen.

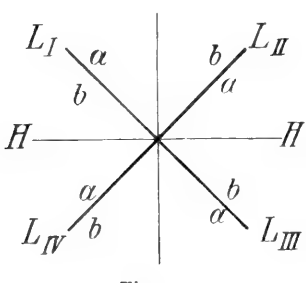
Den Ausgang für meine Untersuchungen bildeten folgende Überlegungen und Versuche.

Während früher, vor allem in Anschluß an die Arbeiten von Sachs, ganz allgemein angenommen wurde, daß für die positiv- und die negativ-geotropischen orthotropen Pflanzenteile die Horizontale die optimale Reizlage sei, hat bekanntlich Czapek (895, p. 283 ff.) den Nachweis zu erbringen gesucht, daß die optimale Reizlage nicht diejenige Lage sei, die einen Winkel von 90°, sondern diejenige, die einen solchen von 135° mit der Ruhelage bildet. Ist diese

Regel richtig — und sie ist, wie wir noch sehen werden, von verschiedenen Seiten durch z. T. ausgedehnte Versuchsreihen bestätigt worden —, so ergibt sich daraus eine interessante Folgerung, die bisher nicht gezogen worden ist. Es wäre dann nämlich möglich, ja wahrscheinlich, daß der Ausgleich der Reizkrümmungen, der an gekrümmten Organen bei der meist üblichen Rotation am Klinostaten: Längsachse des Kulturgefäßes parallel zu der horizontalen Klinostatenachse eintritt, nicht auf Rektipetalität oder Autotropismus beruht, wie man bisher annahm, sondern auf Geotropismus, falls bei den gebräuchlichen Umdrehungsgeschwindigkeiten der Achse überhaupt eine Geoperzeption erfolgt, was bisher nicht als exakt bewiesen erachtet wird. Befestigen wir z. B. einen Keimling, der sich zuvor infolge einer geotropischen oder heliotropischen usw. Reizung um 45° gekrümmt hatte, in der angegebenen Weise am Klinostaten, so werden die durch die Krümmung aus der ursprünglichen Wuchsrichtung des Keimlings abgelenkten Teile der Sproßachse den Mantel eines Kegels beschreiben, dessen Achse horizontale Richtung hat und dessen Seitenlinien Winkel von 45° mit der Achse bilden. Diese Rotation im Kegelmantel bringt es mit sich, daß sich die gekrümmten Sproßteile zweimal durch die Horizontale, einmal durch die Lage 45° oberhalb und einmal durch die Lage 45° unterhalb der Horizontalen bewegen. Sind nun die einander entgegen gerichteten Impulse in diesen beiden Lagen so wenig voneinander verschieden, daß sie sich aufheben oder in gleicher Weise entgegen arbeiten? Das muß man von dem Augenblick an bezweifeln, wo der Nachweis erbracht ist, daß die optimale Reizlage nicht die Horizontale ist, sondern, wie Czapek es will, eine Stellung, die mit der normalen Ruhelage einen Winkel von 135° bildet.

So wichtig eine experimentelle Prüfung dieses Zweifels auch sein würde, so wenig vermöchte er doch, falls er berechtigt wäre, in Frage zu stellen, daß der Autotropismus allein die Ausgleichung von Reizkrümmungen am Klinostaten bewirken kann. Die Rektipetalität würde, ungetrübt von allen geotropischen Einflüssen, doch immer noch, abgesehen von anderen, in jenen Versuchen ganz allein zu Tage treten, bei denen man die gekrümmten Objekte in einer zur horizontalen Klinostatenachse senkrechten Ebene so rotieren läßt, daß die Krümmungsebene mit der Rotationsebene zusammenfällt. Das läßt sich leicht einsehen. Erstens nämlich werden bei der Rotation im Kegelmantel alle Seiten des Organs gereizt, bei

der nunmehrigen Art der Rotation aber überhaupt nur zwei, und zwar einander genau gegenüber liegende, und zweitens kommen bei der Rotation im Kegelmantel alle geotropisch ungleichwertigen Stellungen nur zweimal vor, aber bei Rotation in der zur Klinostatenachse senkrechten Ebene viermal. Die Folgen davon lassen sich aus der nebenstehenden Figur, die das Organ innerhalb seiner senkrechten Rotationsebene wiedergeben soll, leicht ersehen. In der Lage L_{IV} wird der Sproß von der Seite b ebenso stark gereizt, wie in der Lage L_{III} von der Gegenseite a; dasselbe gilt für die Lagen L_I und L_{II}. Da also immer auf je zwei Gegenseiten gleich starke Impulse erteilt werden, so kann es zu einer geotropischen Krümmung niemals kommen. Ganz gleichgültig ist es natürlich, ob der Sproß, wie in der Figur, gerade ist oder wie in unserem Klinostatenversuche gekrümmt. Nur darauf möchte ich noch hinweisen, daß auch bei dieser Art von Rotation sich eine Ungleichheit in der Schwerewirkung geltend machen kann, obgleich es wegen der Gleichheit der gegenseitigen Impulse zu keiner geotropischen Krümmung kommt: wenn nämlich die Lage 45° unterhalb der Horizontalen die optimale ist, so sind die gegenseitig gleichen Impulse unterhalb der Horizontalen H stärker als oberhalb von ihr.



Figur 1.

Kann also auch über die Beteiligung der Rektipetalität an dem Ausgleich der Reizkrümmungen am Klinostaten gar kein Zweifel bestehen, so bleibt doch die Frage unentschieden, ob es in unserem Ausgangsversuch, der ja meist zum Nachweis des Autotropismus verwendet wird, tatsächlich der Autotropismus allein ist, der den Ausgleich herbeiführt oder ob nicht auch geotropische Einflüsse dabei von Bedeutung sein können. Diese Frage läßt sich nun in sehr einfacher Weise entscheiden. Befestigen wir nämlich ungekrümmte Keimlinge so an der horizontalen, rotierenden Klinostatenachse, daß sie einen Winkel von 45° mit ihr bilden, so werden die Keimlinge Kegelmäntel bei der Rotation beschreiben und es werden auf den Gegenseiten entgegengesetzt ungleiche Impulse erfolgen, falls eben Czapeks Angaben über die optimale Reizlage einwandfrei sind. Die Wirksamkeit des Autotropismus ist bei dieser Versuchsanordnung natürlich ganz ausgeschlossen. Solche Versuche habe ich nun in großer Zahl zunächst mit sehr verschiedenen

Keimlingen und mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit der Achse von 26 Minuten ausgeführt. Ich werde auf sie später zurückkommen. In sämtlichen Versuchen blieben übereinstimmend alle Keimlinge völlig gerade, auch dann, wenn die Versuche tagelang fortgesetzt wurden.

Bei der Deutung dieses Ergebnisses sind nun folgende Möglichkeiten zu berücksichtigen:

entweder hat Czapek in irgend einer Weise Unrecht, wenn er aus seinen Versuchen folgert, daß nicht die Horizontale die optimale Reizlage sei, sondern eine Stellung, die einen Winkel von 135° mit der Ruhelage bildet,

oder haben Sachs und seine Anhänger, namentlich Noll, Unrecht mit der Annahme, daß am Klinostaten eine Geoperzeption stattfindet.

Eine exakte Entscheidung zwischen diesen Möglichkeiten schien mir nicht unwichtig. Es lag zunächst nahe, dazu die Methode der intermittierenden Reizung durch die Konstruktion eines möglichst vielseitigen Apparates nutzbar zu machen. Nachdem ich dies getan hatte, gelang es mir für meine weiteren Versuche eine neue Methode ausfindig zu machen, die eine exakte Entscheidung einer ganzen Anzahl noch durchaus strittiger Fragen auf dem Gebiete des Geotropismus in denkbar einfachster Weise ermöglicht.

Abschnitt I.

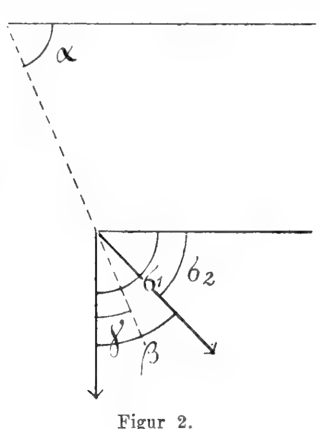
Untersuchungsmethoden.

A. Eine neue Methode der Klinostatendrehung.

Im Laufe meiner Untersuchungen entstand die Frage, ob es nicht möglich sein würde, am gleichmäßig rotierenden Klinostaten zwei Stellungen miteinander zu kombinieren, die nicht, wie die Lagen + 45° und — 45°, gleiche Winkel mit der Horizontalen bilden, sondern ungleiche; also etwa die Horizontale mit der Lage — 45°. Diese Aufgabe ist so einfach, daß man sich fast wundern muß, daß meine Methode nicht längst zur Lösung strittiger geotropischer Probleme herangezogen worden ist.

Eine Kombination von zwei beliebigen Stellungen bei der Rotation am gewöhnlichen Klinostaten ist, bei der Natur der Rotation, ohne Anwendung von Hilfsapparaten nur dadurch möglich,

daß man die beiden gewünschten Stellungen in den Mantel eines Rotationskegels einfügt, wie ich es ja auch bei der Kombination der Lagen 45° oberhalb und unterhalb der Horizontalen getan hatte. Durch die Achse dieses Kegelmantels legen wir zwei Durchschnittsebenen, einmal die vertikale, sodann die auf ihr senkrecht stehende und bezeichnen die durch die Schnitte dieser Ebenen mit dem Kegelmantel gebildeten Seitenlinien des Kegels als die Hauptseitenlinien. Die unteren und oberen, in der vertikalen Durchschnittsebene gelegenen Hauptseitenlinien müssen natürlich, wie leicht einzusehen, in ihrer Richtung den Winkeln entsprechen, welche die gewünschten Stellungen mit der Horizontalen bilden. Die Achse des Kegels ist durch die Halbierungslinie des Winkels gegeben, welchen die obere und die untere Hauptseitenlinie miteinander einschließen. Der Kegelmantel entsteht durch Rotation der beiden Hauptseitenlinien um diese Achse oder um ihre Verlängerung jenseits des Schnittpunktes dieser Linien (vgl. Fig. 2). Aus diesen Überlegungen geht aber hervor, daß man eine gegen die Horizontale geneigte Rotationsachse wählen und an dieser die Pflanze unter einem Winkel geneigt befestigen muß, wenn man bei der Rotation zwei Stellungen kombinieren will, die ungleiche Winkel mit der Horizontalen bilden. Auch läßt sich sofort angeben, um wieviel Grade man die Achse heben oder senken muß. Bezeichnen wir mit α den gesuchten Neigungswinkel der Achse mit der Horizontalen, mit σ_1 den Winkel, den die am meisten gegen die Horizontale geneigte Hauptseitenlinie mit der Horizontalen bildet, mit σ_2 den entsprechenden Winkel der weniger geneigten Hauptseitenlinie mit der Horizontalen, mit γ den Winkel, den die Kegelachse mit den gewünschten Hauptseitenlinien bildet, und mit β den Winkel, den diese beiden Hauptseitenlinien miteinander einschließen, so gelten nach bekannten mathematischen Lehrsätzen folgende Gleichungen:



Figur 2.

$$\alpha = \sigma_1 - \gamma,$$

$$\gamma = \frac{\beta}{2},$$

$$\beta = \sigma_1 - \sigma_2.$$

Aus ihnen folgt

$$\alpha = \frac{\sigma_1 + \sigma_2}{2}.$$

Diese Gleichung gilt für alle denkbaren Fälle, vorausgesetzt, daß man die Vorzeichen von σ_1 und σ_2 verschieden nimmt, wenn die eine der gewünschten Stellungen oberhalb der Horizontalen, die andere aber unterhalb von ihr liegen soll. Ich bezeichne also alle Winkel oberhalb der Horizontalen mit +, alle unterhalb von ihr mit —.

Für unser in Fig. 2 gewähltes Beispiel mit der Kombination der Stellungen: 45° nach abwärts, die Senkrechte nach abwärts, beträgt also der Winkel der Klinostatenachse mit dem Horizonte — 67,5°.

Nach den bisherigen Erörterungen ergibt sich für den Gebrauch folgende Anweisung:

Will man bei der Rotation am Klinostaten zwei ganz beliebige Stellungen miteinander kombinieren, so senke man oder hebe man die Klinostatenachse um einen Winkel gegen die Horizontale, der gleich ist der halben Summe derjenigen Winkel, welche die gewünschten Lagen mit der Horizontalen bilden. Winkel, die von der Horizontalen nach oben abweichen, sind mit +, die nach unten abweichenden mit — in Rechnung zu ziehen. Alsdann bringe man die Längsachsen der Versuchspflanzen in die Richtung der einen gewünschten Lage und befestige sie in dieser Richtung, also um einen bestimmten Winkel gegen die Klinostatenachse geneigt, an dieser Achse. Bei der Rotation werden alsdann die beiden gewünschten Stellungen kombiniert sein. —

Um eine möglichst gleichmäßige Rotation zu gewährleisten, ist es wünschenswert, daß bei diesen Versuchen wie auch sonst die Klinostatenachse mit dem Klinostatendeckel möglichst einen rechten Winkel bildet. Dies ist bei der Neigung über die Horizontale am Pfefferschen Klinostaten, der sich bei meinen sämtlichen Versuchen stets ausgezeichnet bewährte, leicht dadurch zu erreichen, daß man dem Deckel selbst eine geneigte Lage gibt, bei der Neigung nach abwärts beim bisherigen Modell aber nur dadurch, daß man den ganzen Klinostaten schräg aufstellt, da die Führungsschienen es nur gestatten, den Deckel um 90° aufzuklappen. Doch wird Herr Mechaniker Albrecht in Tübingen, der ja bekanntlich

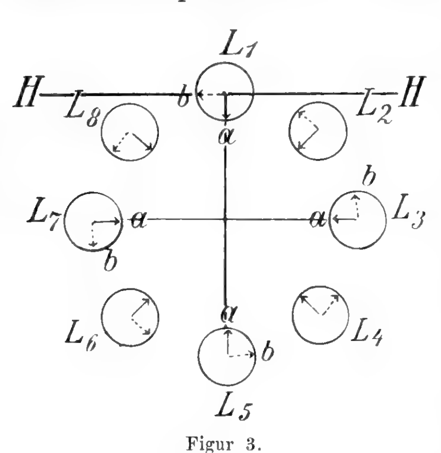
die Pfefferschen Klinostaten anfertigt, auf meine Anregung hin bei allen künftig bestellten Klinostaten die Führungsschienen des Deckels wenigstens so weit verlängern, daß man bei einer Senkung der Achse um 22—23° unter die Horizontale den Deckel senkrecht zur Achse feststellen kann, ohne dabei den ganzen Apparat neigen zu müssen. Beim alten Modell, das in diesem Falle selbst schräg gestellt werden muß, ist es durchaus nötig, den Boden mit Gewichten entsprechend zu beschweren. Das Gestell mit den Friktionsrollen, auf denen die Rotationsachse ruht, habe ich bei allen meinen Versuchen mit starkem Draht auf dem Ringe eines Eisenstativs befestigt. Durch Verstellung des Ringes am Stative kann den Rollen die jedesmal gewünschte Höhe schnell gegeben werden. Die Neigung der Klinostatenachse läßt sich mit Senkblei und Transporteur mit sehr großer Genauigkeit bestimmen und durch Hebung oder Senkung der Friktionsrollen um sehr kleine Beträge verändern. Zur Befestigung der Töpfe verwendete ich gewöhnlich nicht den sonst meist vorgezogenen dreiarmigen Topfhalter, sondern den ringförmigen, in dem der Topf durch drei Schrauben auch in Schräglage verhältnismäßig am leichtesten festgeschraubt werden kann. Schwierigkeiten, die dabei gleichwohl gelegentlich vorkommen, wären leicht dadurch zu vermeiden, daß man am Halter unter dem Ring zwei Scharniergelenke anbrächte, die sich durch Schrauben feststellen ließen. Man brauchte dann nur den Topf senkrecht zur Ringebene festzuschräuben und dem Ring durch Drehung in den Scharniergelenken eine entsprechende Neigung zu geben. Doch habe ich von einem solchen Halter Abstand genommen. Genaueste Zentrierung ist bei diesen wie bei allen Klinostatenversuchen erstes Erfordernis. Um die Zentrierung vorzunehmen, wurde die Klinostatenachse, die zunächst, um das Kulturgefäß an ihr genau in der gewünschten Lage befestigen zu können, in die vorher berechnete Schräglage gebracht worden war, in horizontale Richtung eingestellt und gelockert; dann wurde in der sonst üblichen Weise verfahren. Eine einfache Überlegung lehrt, daß ein an der Horizontalachse zentrierter Topf auch an der geneigten Achse zentriert bleibt. Bei besonders lang dauernden Versuchen habe ich natürlich in Zwischenräumen von einigen Stunden die Zentrierung entsprechend nachgeprüft.

Da bei allen diesen und anderen Versuchen die Kulturgefäße in eine unter die Horizontale nach abwärts geneigte Lage kommen, so ist es dringend nötig, Vorkehrungen zu treffen, daß die Erde

mit den Versuchspflanzen nicht herausfällt. Ich fand es bei weitem am zweckmäßigsten, die Erde am oberen Topfrande in Form einer kreisförmigen Rinne herauszuheben und diese Rinne mit einem frisch bereiteten Gipsbrei auszufüllen. Ist der Gips erhärtet, so ist er so fest mit der Topfwand verbacken, daß die Erde nicht mehr herausfallen kann. Wurde mit abgeschnittenen Sprossen gearbeitet, so verwendete ich Töpfe, in denen eine Anzahl kleiner Reagensgläschen mit Gips in Sand eingegossen war. Die Gläschen wurden mit Wasser gefüllt und die Sprosse in ihnen mit einem Wattepfropf gut befestigt. Für Versuche mit Wurzeln ist es nicht empfehlenswert, den Glaszylinder zu benutzen, der dem Pfefferschen Klinostaten beigegeben wird, weil man die Objekte ja schräg an der Achse befestigen muß. Ich habe mit gutem Erfolg ein zylindrisches Präparatenglas von 10 cm Höhe und 6 cm Weite verwendet, das ich mit Gips in einem Blumentopf befestigt hatte. Das Gefäß wurde mit Fließpapier ausgekleidet und mit einem Korkstopfen verschlossen, der mit einem Luftloch versehen war; die Keimlinge schließlich wurden mit Nadeln an dem Korke befestigt. —

Es ist nun vor allen Dingen zu erwägen, in welche Bedingungen die Objekte in ihren verschiedenen Lagen der Schwerkraft gegenüber gebracht werden, wenn man sie am Klinostaten mit geneigter Achse und in einem Kegelmantel rotieren läßt. Wir legen wieder durch die Achse des Kegels, dessen Mantel von den Versuchsobjekten bei der Rotation beschrieben wird, die vertikale und die auf ihr senkrechte Durchschnittsebene. Die obere und die untere Hauptseitenlinie (vgl. p. 226) entsprechen in ihren Richtungen zum Horizonte den kombinierten Stellungen. Die Versuchsobjekte werden beim Durchgange durch diese beiden Linien von genau entgegengesetzten Seiten durch die Schwerkraft gereizt. Das gleiche gilt auch für den Durchgang durch die beiden seitlichen Hauptseitenlinien, nur mit dem Unterschiede, daß in letzterem Falle der Reiz in einer Richtung am Organ angreift, die am Organquerschnitt um 90° gegenüber der Reizrichtung in der unteren oder oberen Hauptseitenlinie verschoben ist. Man vergleiche dazu Fig. 3, in der die Grundfläche des Kegels in Flächenansicht dargestellt ist. H sei die Horizontale, durch den Pfeil a sei die Richtung, in der das Organ in der Lage L_1 gereizt wird, angegeben, durch den Pfeil b diejenige, in der die Reizung in der Lage L_7 — einer der seitlichen Hauptseitenlinien — erfolgt. Aus der Figur

ist zu ersehen, daß das Versuchsobjekt bei der Rotation von der Lage L_7 in die Lage L_1 nacheinander in sämtlichen Richtungen gereizt wird, die zwischen den Pfeilen *b* und *a* liegen, und daß es bei der Rotation im entgegengesetzten Quadranten von L_3 nach L_5 nacheinander in den dazu genau entgegengesetzten Richtungen gereizt wird. Ähnliches gilt für die beiden anderen Quadranten. Daraus geht aber hervor, daß bei der Bewegung von der einen seitlichen Hauptlinie über die obere nach der anderen seitlichen Hauptlinie sämtliche Punkte der einen Peripheriehälfte des Organs nacheinander durch die Reizrichtung hindurchgehen, bei der Bewegung von dieser zur ersten seitlichen Hauptlinie zurück die sämtlichen zugeordnet entgegengesetzten Punkte der anderen Peripheriehälfte.



Figur 3.

Findet nun am Klinostaten eine Geoperzeption statt und können sich die geotropischen Impulse so summieren, daß schließlich eine geotropische Reaktion eintritt, so leuchtet ein, daß bei der Rotation an der schrägen Klinostatenachse mit geneigtem Objekt nur diejenigen entgegengerichteten Impulse sich ganz gleichmäßig entgegenarbeiten können, die das Versuchsobjekt an den beiden seitlichen Hauptlinien, L_3 und L_7, treffen. Alle anderen entgegengerichteten Reizungen werden aber umso weniger gleich sein und sich deshalb umso weniger gleichmäßig entgegenarbeiten können, je mehr sich die Versuchspflanze aus diesen Lagen nach der oberen und unteren Hauptlinie hin entfernt und je verschiedener außerdem die Winkel sind, welche die obere und die untere Hauptlinie mit der optimalen geotropischen Reizlage bilden. Da nun die entgegengerichteten ungleichen Reizungen sich, wie ich gezeigt habe, je auf eine Peripheriehälfte des Objektes erstrecken, so wird unter den gemachten Voraussetzungen eine geotropische Krümmung möglich sein.

Es erscheint mir zweckmäßig, zunächst einmal rein theoretisch zu erörtern, welchen Gleichgewichtslagen sich das Objekt bei einer solchen Krümmung nähern würde. Es ist dabei Rücksicht zu

nehmen auf den Winkel, unter dem die Klinostatenachse gegen den Horizont geneigt wird, auf die geotropischen Eigenschaften der Versuchspflanzen und schließlich auf die optimale Reizlage. Es sollen hier nur positiv und negativ geotropische Organe betrachtet werden. Vor allem wird es wichtig sein, festzustellen, welchen Einfluß es auf die Gleichgewichtslage hätte, wenn die optimale Reizlage nicht die Horizontale wäre, sondern wenn sie einen Winkel mit dem Horizonte bilden würde. Ich will bei dieser theoretischen Betrachtung der Gleichgewichtslagen die Annahme machen, daß der geotropische Effekt am Klinostaten ganz allein zur Geltung kommt, also die autotropischen Gegenwirkungen hier nicht berücksichtigen, die bei der Beurteilung der Versuchsergebnisse aber selbstverständlich nicht außer acht gelassen werden dürfen.

Ist die Horizontale die optimale Reizlage, so lehrt eine einfache Überlegung, daß die Gleichgewichtslagen der parallelotropen Organe immer denselben Winkel mit der Horizontalen bilden müssen wie die in Schrägstellung rotierende Klinostatenachse. Denn nur dann, wenn die Versuchsobjekte der rotierenden Achse parallel gerichtet sind, erfolgen auf allen Seiten gleiche geotropische Reizungen. So lange die Versuchspflanzen aber mit der Achse noch einen Winkel bilden, sind die Reizungen bei derselben Voraussetzung immer mehr oder weniger ungleich. Dabei können die Gleichgewichtslagen entweder die gleiche oder auch die entgegengesetzte Richtung wie die Achse des Kegels haben. Das hängt nur davon ab, ob durch die geotropische Krümmung, die bei der Rotation etwa eintritt, der Winkel des Kegelmantels verkleinert oder vergrößert wird. Demnach hat die Gleichgewichtslage für ein negativ geotropisches Organ mit der Achse des Kegels gleiche Richtung, wenn die Achse über die Horizontale gehoben ist, entgegengesetzte Richtung aber dann, wenn sie schräg nach abwärts gesenkt ist. Umgekehrt sind die Gleichgewichtslagen für die positiv geotropischen Organe in den beiden Quadranten gerichtet.

Ist nicht die Horizontale die optimale Reizlage, sondern eine Stellung, die mit der normalen Ruhelage einen Winkel von 135° bildet, so ist für die negativ geotropischen Pflanzenorgane bei schräg nach aufwärts gestellter Achse die Gleichgewichtslage wiederum mit der Klinostatenachse gleich gerichtet. **Dasselbe ist aber auch noch dann der Fall, wenn die Rotationsachse bis zu einem gewissen Winkel unter die Horizontale gesenkt wird**, nämlich bis zu demjenigen Winkel, der die optimale

Reizlage bildet (nach Czapek also im Mittel —45°), wenigstens dann, wenn die untere Hauptseitenlinie des Kegelmantels oder, was dasselbe ist, die eine der Lagen, die bei der Rotation kombiniert sind, keine größere Neigung zum Horizonte hat als diese optimale Reizlage. Ist die untere Hauptseitenlinie des Kegels aber unter einem größeren Winkel gegen die Horizontale geneigt als unter 45°, so sind theoretisch drei Möglichkeiten gegeben: entweder ist die Gleichgewichtslage gleich gerichtet oder entgegengesetzt gerichtet wie die Achse, oder aber sie ist zwischen dem rotierenden Kegelmantel und der Achsenrichtung gelegen. Es ist hier nämlich in Betracht zu ziehen, daß notwendigerweise zu jedem Winkel unterhalb der optimalen Reizlage ein entsprechender Winkel oberhalb von ihr gehören muß, in dem der geotropische Impuls die gleiche Größe wie in jenem besitzt. Doch brauchen diese Fälle für meine Zwecke nicht weiter verfolgt zu werden. — Die Gleichgewichtslage ist der Achsenrichtung immer dann entgegengerichtet, wenn der Neigungswinkel der Achse größer ist als —45°.

Für die positiv geotropischen Pflanzenorgane gelten entsprechende Ausführungen, wenn man für die Achse statt „nach aufwärts geneigt" nach abwärts geneigt (und umgekehrt) einsetzt.

Ist die optimale Reizlage unter einem anderen Winkel als 45° gegen die Horizontale geneigt, so kann man durch ähnliche Erwägungen die Gleichgewichtslagen theoretisch voraussagen.

Aus diesen Erörterungen ist zu ersehen, daß man aus den angestrebten Gleichgewichtslagen einen Rückschluß auf die optimalen Reizlagen wird ziehen können.

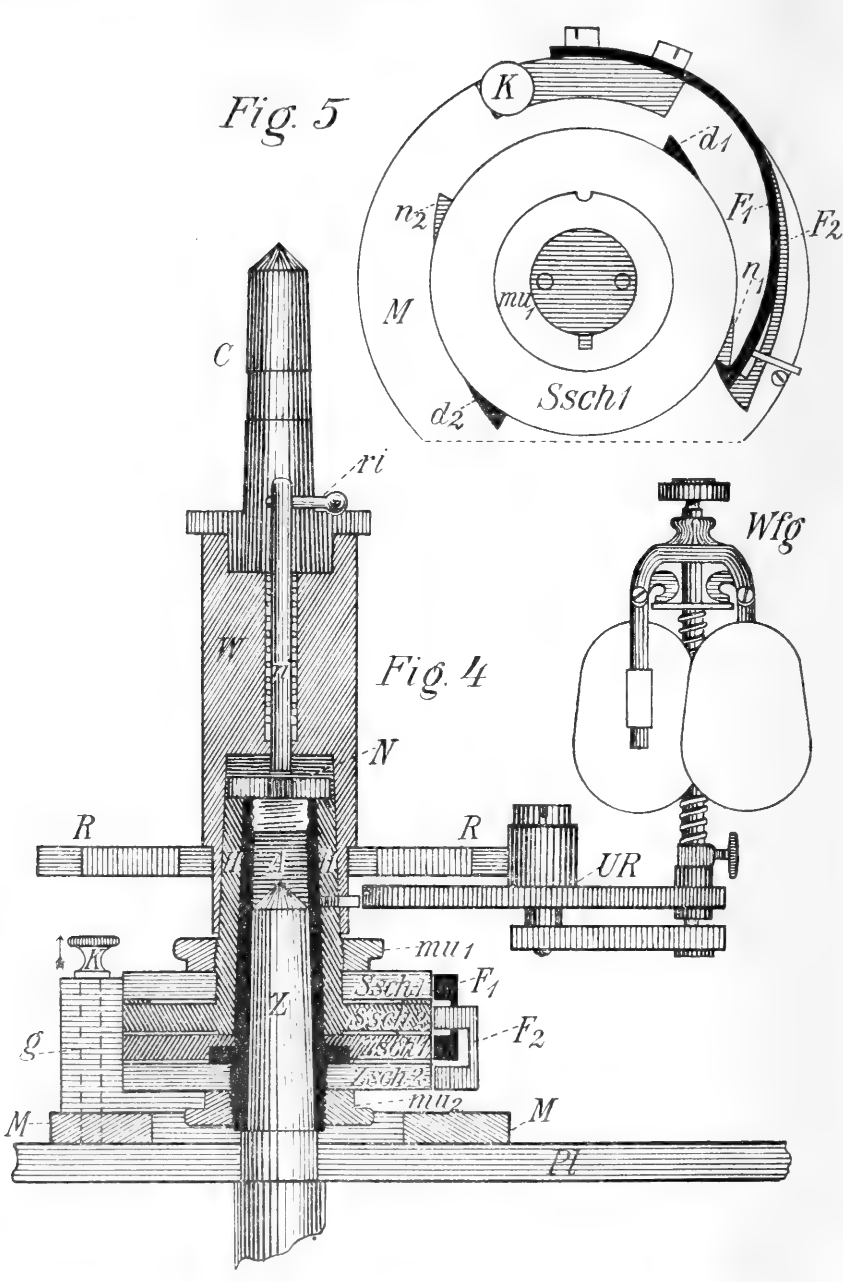
Es wird zunächst genügen, einmal die Lagen +45° und —45°, sodann die Stellungen +0° und —45° miteinander zu kombinieren. Ist die optimale Reizlage die Horizontale, so muß bei den ersteren Versuchen die Pflanze gerade bleiben, bei den letzteren aber eine Gleichgewichtslage zu erreichen suchen, die entgegengesetzt wie die Achse gerichtet ist. Ist die optimale Reizlage dagegen die Stellung 45° unterhalb der Horizontalen, so wird die Gleichgewichtslage bei allen Versuchen mit der Achse gleiche Richtung besitzen. Ich werde über diese Versuche im nächsten Abschnitte berichten. —

Die Methode der Klinostatendrehung mit schräg gestellter Rotationsachse und mit zur Achse geneigten Versuchspflanzen hat, so weit ich sehe, bisher niemals zur Lösung geotropischer Probleme Verwendung gefunden. Doch möchte ich nicht verfehlen, darauf hinzuweisen, daß bereits Dutrochet (837, p. 43 ff.), wie ich erst

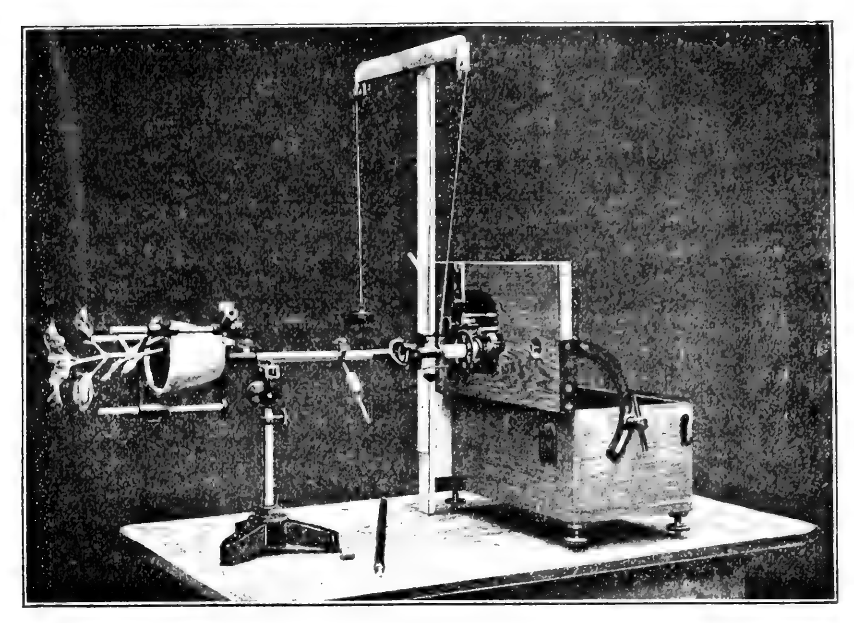
nach Beendigung meiner Versuche erkannt habe, in einigen Versuchen an der unbeabsichtigt schräg gestellten Achse seines Rotationsapparates geotropische Erfolge beobachtet hat. Auf diese Versuche, die bisher, so zunächst auch von mir, mißverstanden wurden, werde ich später näher eingehen.

B. Die Methode der intermittierenden Reizung mittels des intermittierenden Klinostaten.

Neben der eben besprochenen Methode war es vor allem die Methode der intermittierenden Reizung, von der ich in vielen mich interessierenden Fragen Aufschluß erwartete. Diese Methode, die in der pflanzenphysiologischen Forschung zuerst von Wiesner (882) planmäßig und zwar zum Studium der heliotropischen Empfindlichkeit benutzt worden ist, hat bisher bei den Untersuchungen über die geotropische Empfindlichkeit nur eine gelegentliche, eigentlich nur orientierende Anwendung gefunden. Die Angaben, die sich darüber in der Literatur finden, habe ich in anderen Abschnitten meiner Arbeit zusammengestellt. Daß diese Methode bisher nicht in systematischer Weise dazu nutzbar gemacht worden ist, um unsere Einsicht in manche geotropische Probleme zu vertiefen, hat wohl vor allem darin seinen Grund, daß bisher ein vielseitig verwendbarer Apparat fehlte, mit dem sich größere Versuchsreihen in den verschiedensten Abänderungen ausführen ließen. Ein „intermittierender Klinostat“ ist nur von F. Darwin und Miß Pertz (892 und 903) gebaut worden. Er ist sehr einfach und genügt nur für sehr geringe Ansprüche. Ich sah mich also zunächst vor die Notwendigkeit gestellt, selbst einen geeigneten Apparat zu bauen. Ich stellte mir folgende Bedingungen, die eine sehr vielseitige Gebrauchsfähigkeit zu gewährleisten schienen: Der Apparat sollte es ermöglichen, erstens zwei ganz beliebige Lagen miteinander zu kombinieren, zweitens die Reizung in einer jeden der beiden beliebigen Stellungen während ganz beliebiger, gleicher oder auch ungleicher, Zeiten dauern zu lassen, drittens ohne jede Unterbrechung der Versuche jederzeit die intermittierende Drehung in die gleichmäßige Klinostatenrotation umzuwandeln, viertens den Stoß beim Umschlagen von einer Stellung in die andere möglichst zu mildern, fünftens eine Benutzung mit horizontaler, wie auch mit vertikaler Achse (letzteres etwa für heliotropische Versuche) ermöglichen; schließlich sollte der Apparat möglichst billig sein. Diese letzte


Fig. 5
K
d1
n2
F1
F2
n1
M
mu1
Ssch1
d2
C
ri
Wfg
W
Fig. 4
N
R
R
UR
mu1
K
Ssch1
F1
Ssch2
F2
g
Z
mu2
M
M
Pl

Figur 4 und 5.



Figur 6.

Figur 7.

Bedingung ließ sich durch Verwendung von Apparaten, die zu anderen Zwecken fast in jedem pflanzenphysiologischen Laboratorium zu finden sind, ohne Schwierigkeit erfüllen. Für die Auslösung der intermittierenden Drehung standen zwei Möglichkeiten offen: erstens die indirekte Auslösung auf elektromagnetischem Wege, sodann die direkte Auslösung mit einem Uhrwerk. Es lag nahe, die Auslösung durch den Pfefferschen Klinostaten besorgen zu lassen, weil er es besser als jedes andere Uhrwerk erlaubt, die Umdrehungszeiten innerhalb sehr weiter Grenzen zu verändern. Von einer indirekten elektromagnetischen Auslösung mittels dieses Uhrwerkes, etwa in ähnlicher Weise, wie Pfeffer (900, p. 738 ff.) sie für seine kinematographischen Aufnahmen verwendet hat, wurde Abstand genommen und der direkten Auslösung durch die rotierende Achse der Vorzug gegeben, einmal, weil es auf diese Weise sehr leicht war, die intermittierende Rotation in die gleichmäßige Rotation umzuwandeln, sodann auch, weil sich damit die Möglichkeit ergab, aus einem selbständigen intermittierenden Apparat ohne elektrische Batterien usw. ein verhältnismäßig kleines intermittierendes Ansatzstück zum Pfefferschen Klinostaten zu machen, das sich jederzeit leicht am Klinostaten anbringen und von ihm abnehmen läßt und das die geforderten Bedingungen sämtlich vereinigt. Ich will den Apparat auf den Wunsch des Herrn Universitätsmechanikers Albrecht in Tübingen, der wie immer mit viel Umsicht und mit regem Interesse seinen Bau nach den aus gemeinsamem Gedankenaustausch entstandenen Plänen geleitet hat, an der Hand einiger Abbildungen hier beschreiben.

Der intermittierende Apparat wird zwischen die Zapfen des Pfefferschen Klinostaten und die Klinostatenachse eingeschaltet, so, wie es Fig. 6 zeigt. Er besteht (vgl. Fig. 4) aus einer Achse A, die in einer Hülse H frei läuft. Die Achse A ist so ausgebohrt, daß sie fest auf den Zapfen Z des Klinostaten aufgesteckt werden kann. Eine seitliche Verschiebung auf dem Zapfen wird dadurch unmöglich gemacht, daß eine kleine, am Ende der hohlen Achse angebrachte Nute wie bei einem Bajonettverschluß in eine an dem Klinostatenzapfen befestigte Nase eingreift. Die Achse A des intermittierenden Apparates dreht sich also zusammen mit dem Klinostatenzapfen, aber unabhängig von der Hülse H. Die Hülse trägt eine Welle W und am Ende einen Zapfen C. Erstere dient dazu, eine Hanfschnur aufzuwickeln. Die Hanfschnur wird (vgl. Fig. 6 und 7) über zwei Rollen geleitet, die von einem, an der

Rückwand des Klinostaten angeschraubten Holzgalgen von ca. 1,50 m Länge gehalten werden, und trägt ein Gewicht, dessen Fall die Hülse in Umdrehung versetzt. An dem Zapfen *C* wird wie an dem Zapfen des Pfefferschen Klinostaten mittels des bekannten Universalgelenkes die Klinostatenachse und der Topfhalter angebracht.

Die Achse des intermittierenden Apparates trägt zwei runde Messingscheiben *Zsch 1* und *Zsch 2*: die „Zeitscheiben"; zwei ebensolche Scheiben befinden sich auf der Hülse: *Ssch 1* und *Ssch 2*, die „Stellungsscheiben". Erstere lösen bei der Rotation der Achse *A* die Drehung der Hülse *H* aus, letztere dienen zur Arretierung dieser Drehung. Die Arretierung wird dadurch bewirkt, daß ein Zahn (vgl. auch die Flächenansicht der Scheiben in Fig. 5, sowie Fig. 7) n_1, der an einer der Stellungsscheiben befestigt ist, gegen den Haken einer Feder F_1 schlägt. Solcher Zähne (n_1 und n_2) gibt es auf jeder Stellungsscheibe einen und dementsprechend gehört zu jeder dieser beiden Scheiben eine Feder (F_1 und F_2), deren Form aus Fig. 5 zu ersehen ist. Beide Federn sind an einer besonderen ringförmigen Messingscheibe *M* befestigt, die mit einer kleinen Schraube auf die Platine *Pl* des Klinostaten aufgeschraubt wird. Die Hülse dreht sich so lange, bis der Zahn der einen Scheibe (etwa n_1) auf den Haken der zugehörigen Feder (F_1) stößt. Die Drehung beginnt von neuem, wenn die Feder von der Scheibe entfernt wird. Dies geschieht mittels Zähnen, die auf den Zeitscheiben angebracht sind (d_1 und d_2), dadurch, daß sie sich bei der Rotation der Scheiben gegen entsprechende Fortsätze der Federn F_1 und F_2 anlegen (vgl. auch Fig. 4). Jede Zeitscheibe trägt einen Zahn und zu jedem Zahn gehört der eine Fortsatz an der einen der beiden Federn. Wird die Feder F_1 durch den Zahn d_1 gehoben, so dreht sich die Hülse, bis sie durch das Aufstoßen des an der Stellungsscheibe $Ssch_2$ befestigten Zahnes n_2 auf den Haken der Feder F_2 arretiert wird (vgl. Fig. 5).

Die Zeitscheiben wie auch die Stellungsscheiben lassen sich gegeneinander beliebig verstellen und damit die an ihnen angebrachten Zähne. Das ermöglicht es, beliebige Zeiten und Stellungen miteinander zu kombinieren. Das Prinzip ist bei beiden Arten von Scheiben das gleiche: Die eine Scheibe ist auf der Achse bezw. Hülse des intermittierenden Apparates befestigt, die andere kann, nachdem man die Schraubenmutter mu_1 bezw. mu_2 gelockert hat, gegen die andere gedreht werden. Ist die gewünschte Verschiebung erreicht, so werden die Scheiben gegeneinander beim

Anziehen der Schraubenmutter durch eine an der einen Scheibe angebrachte Nase festgestellt, die in eine Zahnung der andern Scheibe eingreift. Diese Zahnung, der eine Teilung am Scheibenrande entspricht, ist so gearbeitet, daß die Verschiebung der Scheiben gegeneinander um $^1/_{120}$ Teile ihres Peripherieumfanges vorgenommen werden kann.

Die Welle *W*, um die der Faden aufgewickelt wird, trägt ein großes Zahnrad *R* (vgl. auch Fig. 7). Es steht durch Übersetzung in Verbindung mit einem regulierbaren Windfang *Wfg*, der die Umdrehung der Hülse verlangsamt und den Stoß der auf den Stellungsscheiben angebrachten Zähne gegen die Federn abschwächt. Der Windfang und das Übersetzungsrad *UR* sind an einem besonderen „Windfangstück" angebracht. Letzteres besteht (vgl. außer der schematischen Fig. 4 auch Fig. 7) aus einem gabelförmigen Messingarm, der um eine Schraube drehbar an dem Klinostatendeckel angeschraubt ist. Dieses Gabelstück kann durch eine Klemmschraube so an dem Deckel befestigt werden, daß die Übersetzungszähne des Übersetzungsrades *UR* in die Zähne des großen Zahnrades *R* eingreifen.

Die Welle *W* ist mit der Hülse *H* nicht fest, sondern durch eine Nase mittels eines Bajonettverschlusses verbunden, kann also leicht von ihr entfernt werden. Dies ist dann notwendig, wenn man die Stellungsscheiben gegeneinander verschieben will. In die Welle eingelassen ist ein kleiner, durch eine Spiralfeder gespannter Riegel *ri*. Läßt man ihn in die Nute der Welle einschnappen, so schnappt er nach entsprechender Drehung der Welle *W* auch in die Nute *N* der Hülse *H* ein und verbindet dadurch die Hülse *H* mit der Achse *A* des intermittierenden Apparates, so, daß sie sich nicht mehr unabhängig von dieser Achse, sondern gemeinsam mit ihr und gemeinsam mit dem Zapfen des Klinostaten *Z* gleichmäßig dreht. Umgekehrt wird durch das Herausziehen und Umlegen des Riegels die gleichmäßige in die intermittierende Rotation verwandelt.

Die zur Arretierung der Hülse dienenden Federn F_1 und F_2 sind mit der Messingscheibe *M*, an der sie befestigt sind, um eine Achse drehbar. Sie werden in der für die Arretierung notwendigen Stellung durch einen Riegel *g* festgehalten, der in den geriefelten Schraubenkopf *K* übergeht. Zieht man ihn in Richtung des Pfeiles auf Fig. 4 heraus, so können die Federn von den Stellungsscheiben zurückgeklappt werden.

Man sieht, wie man mittels dieser Einrichtungen jederzeit den intermittierenden Apparat in einen gleichmäßig rotierenden verwandeln kann, ohne daß man genötigt ist, erst das intermittierende Ansatzstück und das Federstück zu entfernen. —

Der Apparat kann für Versuche mit intermittierender Rotation um horizontale oder geneigte, wie um vertikale Achse verwendet werden. Im letzten Falle setzt man auf den Zapfen des intermittierenden Apparates an Stelle der Klinostatenachse (samt Universalgelenk) direkt den Topfhalter oder den Zinkteller auf. Die Schnur wird durch Zwischenschaltung einer dritten, an dem Holzgalgen anzubringenden Rolle wieder über den Galgen geleitet.

Die Abbildungen 6 und 7 geben den intermittierenden Apparat wieder in Verbindung mit dem Pfefferschen Klinostaten, der außer mit den beiden bisher gebräuchlichen Achsen noch mit einer sehr langsam rotierenden „6 Stundenachse“ ausgestattet worden ist. Der intermittierende Apparat läßt sich an die „26 Minutenachse“ und an die „6 Stundenachse“ anbringen. In den Fig. 6 und 7 ist er an der ersteren Achse befestigt. Will man mit der „6 Stundenachse“ arbeiten, so muß man das Federstück an der entsprechenden Stelle auf der Platine des Klinostaten befestigen, ebenso das Windfangstück. Letzteres geschieht einfach dadurch, daß man die Schraube, um die sich dieses Stück dreht, und die Klemmschraube herausnimmt und nach Verschiebung des Windfangstückes in die auf Fig. 7 sichtbaren Schraubenmuttern einschraubt. Die Rotation der „26 Minutenachse“ läßt sich durch Ausschaltung der Windfangflügel usw. des Klinostaten bis auf etwa 10 Sekunden Umdrehungszeit beschleunigen. Alsdann rotiert auch die „6 Stundenachse“ schneller.

Der beschriebene Apparat wird von Herrn Albrecht in Tübingen als Zusatzteil zu dem Pfefferschen Klinostaten für 110 Mark geliefert, wenn er an einem alten Klinostaten angebracht werden soll; für 95 Mark, wenn er gleichzeitig mit einem neuen Klinostaten bestellt wird[1]).

Die Gebrauchsanweisung des Apparates ist sehr einfach. Man befestigt zunächst das Windfangstück und das Federstück am Klinostatendeckel, zieht den geriefelten Schraubenkopf an dem Federstück heraus und klappt die Federn zurück. Dann schiebt

---

1) Der Preisunterschied erklärt sich damit, daß an den alten Klinostaten zur Anbringung des intermittierenden Zusatzstückes einige Veränderungen vorgenommen werden müssen.

man das intermittierende Ansatzstück fest so auf den Zapfen des Klinostaten, daß die Nute an der Achse in die Nase des Klinostatenzapfen eingreift. Hierauf zieht man das Gewicht auf, indem man den intermittierenden Apparat oder vielmehr die nun allein noch frei bewegliche Hülse im entgegengesetzten Sinne wie beim Gange des Apparates so oftmals herumdreht, bis der Faden auf der Welle möglichst aufgewickelt ist. Nun bringt man die Federn in ihre richtige Lage, indem man darauf achtet, daß der geriefelte Schraubenkopf einschnappt, und klappt das Windfangstück in die Lage, in der die Zahnräder eingreifen und zieht die Klemmschraube an. Jetzt ist der Apparat gebrauchsfähig. Das Universalgelenk mit Achse und Topfhalter wird befestigt, und der Topf in der üblichen Weise genau zentriert. Alle Verbindungsschrauben sind fest anzuziehen. Das Gewicht, durch dessen Fall der Topf gedreht wird, ist je nach Größe des Versuchsgefäßes verschieden zu nehmen. Es empfiehlt sich, kein größeres Gewicht zu wählen, als nötig ist, um den Topf mit Sicherheit in Drehung zu versetzen. Ich arbeite meist mit 300—400 g (Töpfe 10 cm oberen Durchmesser). Bei hinreichend hohem Galgen und bei nicht zu schneller Rotation (12—26 Minuten) fällt das Gewicht 8—16 Stunden, ehe es den Boden berührt. Durch Anbringung eines einfachen Flaschenzuges und entsprechende Vergrößerung des Gewichtes kann man diese Zeit bedeutend verlängern. Will man das Gewicht von neuem aufziehen, so klappt man die Federn und das Windfangstück zurück und verfährt dann wie früher angegeben.

Will man die Auslösungszeiten und die Stellungen anders kombinieren, so zieht man das intermittierende Ansatzstück vom Klinostatenzapfen herunter, nachdem man die Federn und den Windfang zurückgeklappt hat, lockert die Schraubenmuttern und verstellt die Scheiben. Besonders darauf zu achten ist, daß die Zeiten in der richtigen, gewünschten Weise mit den gewählten Stellungen zusammenstimmen. Durch besondere Messungen habe ich mich davon überzeugt, daß der Gang des Klinostaten während der Auslösung der intermittierenden Umdrehung nicht bemerkbar verlangsamt wird. Jedoch wird es sich bei jedem gelieferten intermittierenden Zusatzstück empfehlen, einige entsprechende Messungen auszuführen und eventuell Korrekturen vorzunehmen.

Soll die intermittierende Rotation in die gleichmäßige umgewandelt werden, so läßt man den an der Welle angebrachten Riegel in die Nute der Welle einschnappen, klappt die Federn

und das Windfangstück zurück und entfernt Faden und Gewicht. (Das letzte ist übrigens nicht nötig, weil bei der gleichmäßigen Rotation das Gewicht langsam abläuft.)

Ich will nicht unerwähnt lassen, daß sich der intermittierende Apparat bei jahrelangem Betriebe und bei den verschiedensten Fragestellungen stets ausgezeichnet bewährte. —

Es seien hier noch einige methodische Bemerkungen angefügt. Es empfiehlt sich, die Kulturgefäße klein zu wählen, damit der Apparat nicht zu sehr belastet wird. Sehr zu achten ist, wie beim gewöhnlichen Klinostaten, auf eine sehr sorgfältige Zentrierung der Töpfe. Es ist leicht einzusehen, daß man zwei beliebige Stellungen an dem intermittierenden Apparate in verschiedener Weise kombinieren kann: einmal dadurch, daß man die Objekte in einer zur horizontal gestellten Achse senkrechten Ebene rotieren läßt, indem man die Topfachse senkrecht zur Rotationsachse anbringt, sodann dadurch, daß man sie schräg zur horizontalen Achse befestigt, schließlich dadurch, daß man die Rotationsachse selbst schräg stellt und die Objekte an der Achse ebenfalls schräg anbringt. Welche Methode vorzuziehen ist, wird in jedem Einzelfalle von der zu lösenden Aufgabe abhängen.

Durch eine große Reihe von Vorversuchen habe ich mich davon überzeugt, daß es durchaus keinen Einfluß auf den Ablauf der geotropischen Reaktionen hat, ob die Versuchspflanzen schnell oder langsam von der einen Lage in die andere gelangen, und daß bei der Kombination zweier geotropisch gleichwertiger Stellungen und bei der Reizung auf genau entgegengesetzten Seiten keine namhafte Krümmung eintritt, wenn die Pflanze von der einen Lage in die andere schnell umschlägt. Doch wird es sich im allgemeinen empfehlen, das Umschlagen durch Einschaltung des Windfanges zu verlangsamen. Auch hier bleibt dem Ermessen des Experimentators ein weiter Spielraum.

Ehe ich mit meinem Apparate zu entscheidenden Versuchen überging, war noch die wichtige Frage zu untersuchen, ob nicht geotropische Reizungen, die nacheinander intermittierend von entgegengesetzten Seiten an einer Versuchspflanze erfolgen, sich zu hemmen vermögen und ob die Schwerkraft, wenn eine Pflanze einige Zeitlang von der einen Seite gereizt worden ist, bei einer alsdann bewirkten Reizung von der Gegenseite in der gleichen Zeit einen eben so großen Impuls zu erteilen vermag wie bei jener ersten Reizung.

Daß sich gegenseitige Reizungen nicht hemmen, hebt schon Czapek (895 *b*, p. 349) hervor, indem er sagt: „Daß . . . bei zwei aufeinander folgenden, im entgegengesetzten Sinne erteilten, gleichartigen heliotropischen oder geotropischen Inductionen niemals eine Hemmung der zweiten Reaction vorkommt, lehrt der Versuch“ [1]). Dies ist auch aus den Versuchen von F. Darwin und Miß Pertz (892, p. 245 ff., 903, p. 93 ff.) zu ersehen, die sie mit ihrem intermittierenden Klinostaten ausgeführt haben. Die Versuchspflanzen blieben sowohl längere Zeit, als die Präsentationszeit beträgt (30 Min., 892), wie auch kürzere Zeit (15 Min., 903) der Wirkung der Schwerkraft in jeder Lage ausgesetzt. Es wurden die beiden Horizontalen miteinander kombiniert. Keine der beiden Lagen wurde aber bei der Krümmung, wenn eine solche eintrat, bevorzugt. Ganz ähnliche Versuche habe auch ich mit meinem intermittierenden Apparat ausgeführt, mit ähnlichem Ergebnis. Die Zeiten wurden etwas größer oder kleiner genommen als die Präsentationszeit (3, 6 und 10 Min.). Die Versuchsobjekte blieben auch bei sehr langer Drehung stets völlig gerade oder führten doch höchstens, wie bei der gleichmäßigen Rotation an der horizontalen Achse des Klinostaten, unregelmäßige Nutationen ohne Bevorzugung irgend einer Richtung aus. Es hätte hier keinen Zweck, diese Versuche genauer mitzuteilen. Man kann aus ihnen ersehen, daß eine Reizung eine zweite gleich lange dauernde und entgegengerichtete Reizung nicht so hemmt, daß ein kleinerer Impuls bei dieser zweiten Reizung als bei der ersteren zustande kommt. Es erfolgen also in gleichen Zeiten auf entgegengesetzten Seiten annähernd gleich große geotropische Induktionen, ohne daß sich eine Ermüdung bemerkbar macht. Ob dieser Satz auch für solche Reizungen gilt, die wesentlich längere Zeit als die Präsentationszeit dauern, ist damit nicht entschieden. Daß es tatsächlich der Fall ist, haben mir besondere Versuche gezeigt, in denen die Expositionszeiten 30 bis 60 Minuten betrugen. Die Objekte wurden dabei an der Ausführung einer Krümmung durch Befestigung an Holzstäbchen gehindert. Die Nachwirkung wurde nach Entfernung der Stäbchen am Klinostaten beurteilt. Im übrigen verweise ich auf Abschnitt XIII.

---

1) Der Satz ist in dieser Fassung übrigens unrichtig, vgl. Abschnitt XIII.

Abschnitt II.

Die optimale geotropische Reizlage parallelotroper Organe.

Ich habe schon früher darauf hingewiesen (p. 224 ff.), daß ich an Keimlingen, die an der horizontalen Klinostatenachse unter 45° Neigung in einem Kegelmantel rotierten, eine geotropische Krümmung nicht beobachten konnte, und daraus den Schluß gezogen, daß entweder Czapeks Angaben über die optimale Reizlage nicht richtig sind oder die Sachssche Klinostatentheorie nicht zutreffend ist. Es erschien mir also zunächst zweckmäßig, dem Problem der optimalen Reizlage mit Hilfe der Methoden, die im vorigen Abschnitte mitgeteilt wurden, eine eingehende Untersuchung zu widmen.

A. Historisches.

Sachs scheint der erste gewesen zu sein, der Gedanken über das Verhältnis der Intensität der geotropischen Aktion und der Schwererichtung aussprach. Sie beruhen aber mehr auf Vermutungen als auf Versuchen. Gleichwohl sind seine Ausführungen für meine Untersuchungen von solcher Wichtigkeit, daß ich es für zweckmäßig halte, sie hier wörtlich wiederzugeben. Sachs sagt (879, p. 239 ff.): „Bezeichnen wir mit dem Worte „spezifischer Geotropismus“ nicht eine zufällig durch die Schwerkraft entstandene Aufwärtskrümmung eines geotropischen Sprosses, sondern die innere Eigenschaft des Letzteren, vermöge welcher er unter dem Einfluß der Schwerkraft bei horizontaler Lage in der Zeiteinheit eine bestimmte Krümmung erfährt; so wird diese Krümmung in der Zeiteinheit eine geringere sein, wenn der Sproß nicht mehr horizontal liegt, also seine Längsaxe nicht mehr einen rechten Winkel mit der Richtung der Schwerkraft, sondern einen schiefen Winkel γ bildet. Denn, da die Schwerkraft überhaupt nur so lange krümmend wirkt, als sie mit der Längsaxe des Sprosses einen Winkel bildet und, wie die Erfahrung lehrt, die Krümmung um so stärker ist, je mehr sich dieser Winkel einem rechten nähert, so darf man annehmen[1]), um zu einer klaren Vorstellung zu gelangen, daß es überhaupt nur die auf der Längsaxe des Sprosses rechtwinkelige Componente der Schwere ist, welche hier als wirksam

1) Von mir gesperrt.

in Betracht kommt. Bei schiefer Stellung wird also nicht die dem oben definirten specifischen Geotropismus entsprechende Krümmung in der Zeiteinheit hervorgerufen, sondern eine Krümmung, welche dem durch G. sin γ . . . ausgedrückten Theil der Schwerkraft entspricht. Wird sin $\gamma = 0$, d. h. wird die Richtung des Sprosses vertical, so wird auch der Wert $\gamma = 0$ und die krümmende Wirkung hört, wie die Erfahrung zeigt, ebenfalls auf; wird sin γ sehr klein, so wird auch die geotropische Krümmung in der Zeiteinheit eine sehr kleine, zuletzt kaum merkliche sein. Diese Überlegung findet ihre Bestätigung in der Thatsache, daß Hauptwurzeln der Keimpflanzen von Bohnen, Eicheln und dergl., wenn man ihnen eine Neigung von 8—10° gegen die Verticale gibt, nur äußerst langsam oder selbst niemals ihre Spitze senkrecht stellen, während sie, horizontal gelegt, ihre Spitze binnen wenigen Stunden um 80—90° abwärts krümmen; dieselbe Folgerung habe ich schon früher aus der Form des gekrümmten Theils einer horizontal gelegten Wurzel gezogen (diese „Arbeiten“ Bd. I, p. 454), und zu ähnlichem Resultat führt auch das Studium der Krümmungen, welche negativ geotropische Stämme zeigen . . .; damit ist jedoch nicht gesagt, daß die krümmende Wirkung an einem gegebenen geotropischen Organe einfach proportional sei dem Werte G sin γ; vielmehr könnte die krümmende Wirkung rascher oder langsamer abnehmen als dieser Wert.“

Der erste Versuch, den Einfluß der Schwererichtung auf die Größe der geotropischen Krümmung exakt festzustellen, ist von F. Darwin und Miß Bateson (888, p. 65 ff.) gemacht worden. Ihre Resultate sprechen für die Richtigkeit der Sachsschen Auffassung. Auf ihre Untersuchungsmethode werde ich an anderer Stelle eingehen. Es fehlte aber, auch damals schon, nicht an Stimmen, die sich gegen die Richtigkeit von Sachs' Annahmen aussprachen. So glaubte Elfving (883, p. 52 ff.) aus Versuchen, die aber durchaus nicht eindeutig sind, entnehmen zu können, der geotropische Effekt der Schwerkraft sei für Wurzeln am größten, wenn sie um 180° aus ihrer Ruhelage abgelenkt werden. Weiterhin war es dann bekanntlich Czapek (895, p. 283 ff.), der auf Grund von eingehenden Versuchsreihen ebenfalls zu abweichenden Ergebnissen gelangte. Er ging bei seinen Versuchen von der richtigen Erwägung aus, daß man, um die Intensität der geotropischen Krümmung in einem bestimmten Neigungswinkel zur Ruhelage zu beurteilen, nicht nur die Größe der erzielbaren Nachwirkung in Betracht ziehen müsse, wie es F. Darwin und Miß Bateson getan

hatten, sondern auch die Zeit, binnen welcher die in dem betreffenden Neigungswinkel induzierte Krümmung beginnt. „Die Resultate an Wurzeln und Keimstengeln kann man allgemein dahin ausdrücken, daß die Winkelgröße der Nachwirkung von der normalen Verticallage an stetig zunimmt, und ihr Maximum etwa 45° oberhalb, beziehungsweise unterhalb der Horizontalen erreicht. Von da ab sinken die Werthe, doch höchstens so weit, daß auch dann noch ein höherer Werth als der für die Horizontallage vorhanden ist" (p. 288). Bei den Grashalmen von *Secale* fand die Zunahme der Nachwirkungsgröße, „wie zahlreiche Versuche ergaben, ebenfalls von der Normallage continuirlich durch alle Neigungswinkel hindurch, über die Horizontallage hinaus, bis zu einem Ablenkungswinkel von durchschnittlich 8—10° (bei siebenstündiger Inductionsdauer) statt, worauf die Werthe fortgesetzt fallen, bis für die Inverslage des Knotens der Nullpunkt der Nachwirkung wieder erreicht ist". Die beigegebene Kurve, Fig. 5 auf Taf. X, lehrt, daß die Nachwirkungsgröße auch bei den Grashalmen für die Neigungswinkel von 90° bis 135° gegen die normale Ruhelage bedeutender ist als für die Horizontale. — Aus der Geschwindigkeit des Eintrittes der geotropischen Krümmung in den verschiedenen Ablenkungswinkeln ließ sich ein Anhaltspunkt für die optimale Reizlage nicht gewinnen.

Es ist begreiflich, daß diese interessanten Angaben Czapeks über die optimale Reizlage der parallelotropen Organe bald von anderen Seiten nachgeprüft wurden. Zunächst hat Miß Pertz (899, p. 620) die Methode der intermittierenden Reizung mit dem von ihr und F. Darwin konstruierten, einfachen Apparate (vgl. 892, p. 246) für diese Fragen nutzbar gemacht. Einige solche Versuche hatte auch schon Czapek (895*a*, p. 1216 ff.) mit plagiotropen Nebenwurzeln ausgeführt, ohne diese Methode aber zur Ermittlung der optimalen Reizlage der orthotropen Organe zu verwenden. Miß Pertz ging von dem, in der Einleitung auch von mir schon ausgesprochenen Gedanken aus, daß, falls Czapek mit seinen Angaben Recht hat, ein Organ eine geotropische Krümmung ausführen müsse, welches man abwechselnd gleich lange Zeiten auf entgegengesetzten Seiten in den Stellungen: 45° schräg nach oben und 45° schräg nach unten geotropisch reizt, und zwar daß diese Krümmung, von der Lage 45° abwärts, nach der Horizontalen hin gerichtet sein müsse, da nach Czapek die Lage 45° nach abwärts günstiger sein soll als die Lage 45° nach aufwärts.

Sie erzielte in solchen Versuchen tatsächlich Krümmungen, wie sie nach Czapeks Angaben zu erwarten waren. Ausdrücklich hervorheben muß ich hier, daß der Gegenversuch, die Kombination von zwei Lagen, die mit der Horizontalen nicht gleiche, sondern ungleiche Winkel bilden, etwa der Horizontalen selbst und der Lage 45° nach abwärts, weder von Czapek noch von Miß Pertz ausgeführt worden ist.

Mit einer anderen Methode hat F. Darwin (899, p. 567 ff.) gearbeitet. Er suchte für die Keimlinge der Gräser den Nachweis zu erbringen, daß die geotropische Empfindlichkeit vorzugsweise in den Spitzen der Koleoptilen ihren Sitz habe: Als er die Koleoptilspitzen in einem Glasröhrchen dauernd horizontal fixierte, erhielt er bekanntlich korkzieherförmige Krümmungen in der Aktionszone. Wurden die Koleoptilspitzen unter verschiedenen Neigungswinkeln fixiert, so bekam er Krümmungen, die seiner Meinung nach der Ansicht günstig sind, daß ein Keimling, der in schräger Lage nach abwärts mit der Koleoptilspitze festgelegt wird, stärker als in der entgegengesetzten Richtung nach aufwärts gereizt werde. Dagegen schließt Massart (902, p. 27 ff.) aus Versuchen, die mit ähnlicher Methode ausgeführt, aber durchaus nicht beweiskräftig sind, daß die Horizontale die optimale Reizlage sei.

Es fehlt auch sonst nicht an Forschern, die nicht mit Czapek übereinstimmen. Doch sind diese abweichenden Ergebnisse nur in so kurzen, gelegentlichen Mitteilungen bekannt gegeben worden, daß es schwer ist, zu beurteilen, wie sie gewonnen worden sind. So teilt Stone (900, p. 136) mit, aus Versuchen, die er mit Grashalmen und mit Wurzeln von *Vicia Faba* angestellt habe, gehe hervor, daß die optimale Reizlage bei diesen Objekten die Horizontale sei. Er ist mit Sachs der Meinung, daß die Größe der geotropischen Krümmung proportional sei dem Sinus des Ablenkungswinkels aus der Ruhelage. Auch Jost (902, p. 167) muß „nach gelegentlichen Beobachtungen“ „die Richtigkeit der Czapekschen Ergebnisse bezweifeln“.

Ganz neuerdings schließlich ist die Frage nach der optimalen Reizlage des Geotropismus noch einmal, und zwar von Brzobohatý (902), zum Gegenstande einer sehr eingehenden Untersuchung gemacht worden. Auf seine in tschechischer Sprache geschriebene Arbeit wurde ich durch ein deutsches Referat Němecs (902, p. 617) aufmerksam. Ich war aber nicht allein auf dieses Referat angewiesen. Herr Němec hat nämlich, auf eine Anfrage meinerseits,

die große Liebenswürdigkeit gehabt, mir ein Exemplar der Arbeit, die in seinem Institute ausgeführt worden ist, zuzusenden und sie durch Anmerkungen und eine briefliche Beschreibung der angewendeten Methoden meinem Verständnis zugänglich zu machen. Für dieses Entgegenkommen möchte ich ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen. Die Ergebnisse der Arbeit lassen sich etwa folgendermaßen mit einigen Worten Němecs zusammenfassen. „Verf. . . . fand, daß junge orthotrope Organe (Wurzeln, Keimstengel, Plumula) dann am intensivsten geotropisch gereizt werden, wenn sie etwa einen Winkel von 157° 30′ mit der Ruhelage machen. Bei einer Abweichung von 135° von der Ruhelage war die Reaktion schwächer, als bei 157° 30′. Wurden jedoch bei *Vicia Faba* Hauptwurzeln zum Versuche genommen, deren Länge 8—12 cm betrug, so fand die größte Reizung in der Horizontallage statt. Dasselbe gilt für Keimstengel, die 10—15 cm lang waren. Die Versuche waren unzweideutig und Verf. meint, daß die sich zuweilen widersprechenden Resultate jener Forscher, welche diese Frage untersucht haben, sich vielleicht dadurch erklären lassen, daß zu einem Versuche nicht immer gleichartiges Material benutzt wurde.“ Brzobohatý verwendete zu seinen Versuchen die Wurzeln von *Vicia Faba* und *Pisum sativum*, die Koleoptile von *Panicum miliaceum* und *Avena sativa* und die Epikotyle von *Vicia Faba*. Eine Kritik seiner Untersuchungsmethoden will ich an anderer Stelle meiner Arbeit üben.

B. Eigene Versuche.

Es schien mir vor allen Dingen wichtig, die beiden kritischen Lagen: die Horizontale und 45° (bezw. 67° 30′) nach abwärts bei der geotropischen Reizung — am intermittierenden Klinostaten — so zu kombinieren, daß fortgesetzt abwechselnd und gleich lange Zeit in diesen beiden Stellungen gereizt wurde. Eine willkommene Ergänzung zu diesen Versuchen, und zwar mit gleichmäßiger Rotation, fand ich dann mittels meiner Methode der Klinostatendrehung an der schräg gestellten Achse. Zum Vergleiche mit den Ergebnissen dieser Versuche mußten dann, gewissermaßen als Gegenprobe, Versuchsserien durchgeführt werden, in denen am intermittierenden Klinostaten zwei Ablenkungswinkel kombiniert wurden, die nach aufwärts und nach abwärts mit der Horizontalen gleiche Winkel einschließen, also Versuche der Art, wie sie auch von

Czapek, Miß Pertz und Brzobohatý schon ausgeführt worden sind, schließlich auch ähnliche Versuche mit dem gleichmäßig rotierenden Klinostaten. Solche sind bisher nicht angestellt worden. Eine weitere, für die Feststellung der optimalen Reizlage sehr wichtige Fragestellung, die sich aus den bisher angedeuteten ergibt, wird im nächsten Abschnitte behandelt werden.

Abgesehen von dem auf p. 225 ff. über die Methodik bereits gesagten möchte ich hier über die Zubereitung des Versuchsmateriales und über die Versuchsanordnung noch folgendes bemerken. Wie Brzobohatý, so legte auch ich auf möglichste Gleichheit der Pflanzen besonderes Gewicht. Sollte mit Wurzeln gearbeitet werden, so brachte ich eine sehr große Zahl zuvor in Wasser aufgequellter Samen in ein Keimbett aus feuchten Sägespänen. Nur ein verhältnismäßig geringer Prozentsatz der Keimlinge war durch annähernd gleiche Länge und tadellose Beschaffenheit der Wurzeln für die Versuche geeignet. Zu einem Versuche wurden außerdem nur Wurzeln aus ein- und demselben Keimbette verwendet. Für die Versuche mit Hypokotylen oder Epikotylen wurden die Samen in größerer Anzahl (kleine bis zu 14, große bis zu 6 Stück) in kleine Blumentöpfe ausgesät, die mit guter Gartenerde gefüllt waren. Hatten die Samen gekeimt, so kamen die Töpfe, bis sie zum Versuche verwendet werden konnten, auf den um senkrechte Achse rotierenden Teller eines Klinostaten, der am Fenster des Laboratoriums aufgestellt wurde. Dadurch wurden heliotropische Krümmungen ausgeschlossen. Verletzungen der Keimlinge vor den Versuchen wurden natürlich vermieden. Alle Versuche fanden bei Lichtabschluß statt. Ein solcher wurde entweder durch einen lichtdichten, innen geschwärzten Kasten hergestellt, der über die Klinostatenachse gestürzt wurde, oder durch Benutzung eines Dunkelzimmers. Ausdrücklich bemerkt sei, daß die Laboratoriumsluft bei keiner meiner Versuchspflanzen die Wuchsrichtung beeinflußt. Wie weit durch sie das Wachstum gehemmt (vgl. Richter 903, p. 180 ff.) oder die Empfindlichkeit herabgesetzt wird, habe ich noch nicht untersucht. Die Temperatur betrug im allgemeinen 20—30° C. Bei den meisten Versuchen wurde neben den am Klinostaten rotierenden Pflanzen in gleicher Höhe über dem Fußboden ein Kontrolltopf mit Keimlingen aus ein und derselben Anzucht horizontal aufgestellt, um den Beginn und das Fortschreiten der geotropischen Krümmung mit den Versuchspflanzen vergleichen zu können. Hervorheben möchte ich auch, daß sämtliche Keimlinge vor Beginn der Versuche mit Wasser gut begossen wurden.

Die Rotation am gleichmäßig oder intermittierend rotierenden Klinostaten erfolgte stets in der Weise, daß mit derjenigen Lage begonnen wurde, die nach Czapeks Angaben als optimal zu betrachten ist. Außerdem wurden die Versuchspflanzen stets so an der Achse befestigt, daß die geotropische Reizung in den kombinierten Lagen senkrecht zur Hauptnutationsebene gerichtet war. Natürlich war zu diesem Zwecke schon bei der Aussaat auf eine gleichmäßige Orientierung der Keimlinge zu achten. Die Versuche betrachtete ich meist dann als abgeschlossen, wenn sich die Keimlinge ausgesprochen geotropisch gekrümmt hatten. Oftmals wurden sie auch dann noch geraume Zeit fortgesetzt. Wurde keine Krümmung erwartet, so sah ich die Versuche erst dann als beendigt an, wenn die Rotation mindestens 8—10 Stunden gedauert hatte. Ich gebe hier eine Auswahl aus meinen Versuchen.

I. Versuche mit dem gleichmäßig rotierenden Klinostaten.

a) Kombination der horizontalen Lage mit der nach Czapeks Meinung optimalen Reizlage —45°.

Versuch 1. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*. ± 0°, —45° [1]). 14 Min.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle, 1—2 cm lang	4 Kontrollpflanzen, 1—2 cm lang
25°	3⁵⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
„	4⁴⁰ „	—	Schwacher Anfang einer geotropischen Krümmung.
„	5⁰⁰ „	Bei sämtlichen Epikotylen Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen [2]).	Krümmung wenig verstärkt.
„	5²⁵ „	Krümmung etwas verstärkt.	Krümmung verstärkt.
„	6⁰⁰ „	Krümmung weiter verstärkt.	desgl.

Versuch 2. Epikotyle von *Vicia Faba*. ± 0°, —45°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle, $1\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$ cm lang	4 entsprechende Kontrollpflanzen
24°	9⁰⁵ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
„	10¹⁵ „	—	—
„	10⁴⁵ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen bei allen Epikotylen.	Anfang der geotropischen Krümmung.
„	12⁰⁰ „	Krümmung verstärkt.	Krümmung verstärkt.
„	3⁰⁰ N.	Krümmung sehr bedeutend verstärkt.	desgl.

1) Diese Winkel geben die kombinierten Lagen an. Die Minutenzahl entspricht der Umdrehungszeit der Klinostatenachse.

2) „Im Sinne der Horizontalen" heißt hier und weiterhin: so, als ob die Horizontale die optimale Reizlage wäre.

Versuch 3. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. ± 0°, — 45°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	14 Hypokotyle, 1/2—1 cm lang	14 Kontrollpflanzen, 1/2—1 cm lang
29°	3^{55} N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	5^{00} „	—	—
25°	5^{45} „	Anfang einer Krümmung bei 8 Hypokotylen im Sinne der Horizontalen, 3 nicht gekrümmt, 3 etwas nach d. Seite gekrümmt.	Anfang der geotropischen Krümmung bei 10 Hypokotylen.
20°	7^{45} „	11 Hypokotyle sehr stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt, 3 rechtwinklig dazu gekrümmt.	12 Hypokotyle stark geotropisch gekrümmt, 2 schwach gekrümmt.
20°	8^{30} V.	12 Hypokotyle sehr stark gekrümmt.	Krümmung bei allen Hypokotylen verstärkt.

Versuch 4. Hypokotyle von *Cucurbita pepo*. ± 0°, — 45°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	3 Hypokotyle, 2 2 cm, 1 1 cm lang	3 Kontrollpflanzen, 1—2 cm lang
24°	9^{35} V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	10^{45} „	—	Anfang der geotropischen Krümmung.
27°	11^{15} „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung wenig verstärkt.
27°	12^{15} N.	Krümmung wenig verstärkt.	Krümmung verstärkt.
25°	3^{00} „	Krümmung verstärkt.	desgl.
20°	7^{00} „	desgl.	desgl.

Versuch 5. Koleoptile von *Avena sativa*. ± 0°, — 45°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	14 Koleoptile, 1/2—1 cm lang	12 Kontrollpflanzen, 1/2—1 cm lang
22°	8^{45} V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	10^{20} „	Krümmung bei der Mehrzahl begonnen, im Sinne der Horizontalen.	Anfang der geotropischen Krümmung.
26°	11^{00} „	Krümmung bei allen Koleoptilen.	Krümmung verstärkt.
26°	4^{00} N.	Krümmung bedeutend verstärkt.	desgl.

Versuch 6. Koleoptile von *Panicum miliaceum*. ± 0°, — 45°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	Größere Zahl von Koleoptilen, 1/2—1 1/2 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
27°	3^{55} N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	5^{00} „	Beginn einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Beginn der geotropischen Krümmung.
26°	7^{00} „	Krümmung bedeutend verstärkt.	Krümmung verstärkt.
26°	9^{00} V.	desgl.	desgl.

Versuch 7. Wurzeln von *Vicia Faba*. ± 0°, + 45°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	5 Keimlingshauptwurzeln, ½—1½ cm lang	5 Kontrollwurzeln, ½—1½ cm lang
23°	3⁴⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
21°	5³⁰ „	Anfang einer Krümmung bei 3 Wurzeln, im Sinne der Horizontalen.	Geotropische Krümmung bei allen Wurzeln begonnen, etwas stärker als bei den rotierenden Wurzeln.
20°	7⁰⁰ „	3 Wurzeln stark gekrümmt, 1 rechtwinklig zur Horizontalen, 1 ungekrümmt.	Krümmung verstärkt, etwa so stark wie bei den rotierenden Wurzeln.
20°	8³⁰ V.	4 Wurzeln sehr stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt, 1 sehr stark rechtwinklig dazu.	desgl.

Versuch 8. Wurzeln von *Vicia Faba*. ± 0°, + 45°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	5 Keimlingshauptwurzeln, ½—1 cm lang	5 Kontrollwurzeln, ½—1 cm lang
24°	3⁰⁰ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
24°	4¹⁵ „	—	Wurzeln schon ziemlich stark abwärts gekrümmt.
24°	5¹⁵ „	4 Wurzeln stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt, eine Wurzel nicht gekrümmt.	Krümmung verstärkt.

Versuch 9. Wurzeln von *Phaseolus multiflorus*. ± 0°, + 45°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	6 Keimlingshauptwurzeln, 1—1½ cm lang	5 Kontrollwurzeln, 1—1½ cm lang
29°	3⁰⁰ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
29°	4¹⁵ „	—	Beginn der geotrop. Krümmung.
28°	5¹⁵ „	5 Wurzeln im Sinne der Horizontalen gekrümmt, 1 rechtwinklig dazu.	Krümmung fortgeschritten; aber kaum stärker als bei den rotierenden Wurzeln.
27°	6¹⁵ „	Die Krümmung im gleichen Sinne sehr verstärkt.	Krümmung verstärkt.

Versuch 10. Wurzeln von *Pisum sativum*. ± 0°, + 45°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	12 Keimlingshauptwurzeln, ⅓—½ cm lang	10 entsprechende Kontrollwurzeln
24°	3²⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
30°	4²⁰ „	Bei 7 Wurzeln Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen, bei 3 Krümmg. schräg im entgegengesetzt. Sinne; 2 gerade.	Anfang der geotropischen Krümmung. Dieselbe schon etwas stärker als bei den rotierenden Pflanzen.
29°	4⁵⁵ „	Bei 8 Wurzeln Krümmg. im Sinne d. Horizont. verstärkt, 3 schräg nach entgegengesetzt. Richtg.; 1 gerade.	Krümmung verstärkt.
25°	5³⁰ „	Krümmung bedeutend verstärkt.	desgl.
25°	8³⁰ V.	Krümmung sehr verstärkt: 10 Wurzeln sehr stark im Sinne d. Horizontalen gekrümmt, 2 seitl. gekr.	desgl.

Versuch 11. Wurzeln von *Pisum sativum*. $\pm 0^{\circ}$, $+45^{\circ}$. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	9 Keimlingshauptwurzeln, 1—1½ cm lang	8 Kontrollwurzeln, 1—2 cm lang
29°	3^{15} N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
28°	4^{15} „	Bei 8 Wurzeln Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen, bei 1 rechtwinklig dazu.	Anfang der geotrop. Krümmung.
28°	5^{15} „	Krümmung bei allen Wurzeln im gleichen Sinne fortgeschritten.	Krümmung verstärkt.
27°	6^{15} „	Krümmung noch weiter verstärkt.	desgl.

Versuch 12. Grashalme von *Lolium perenne*. $\pm 0^{\circ}$, -45°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	6 kräftige, gerade Halme mit 3 Knoten, 4 dekap., 2 nicht dekap.	6 entsprechende Kontrollhalme
23°	8^{00} V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	6^{00} N.	Krümmung bei 5 Halmen im Sinne der Horizontalen, 1 ungekrümmt.	Krümmung schon eingetreten.
22°	8^{00} V.	Krümmung bei allen 5 Halmen verstärkt.	Krümmung verstärkt.

Es wurden weiter noch Versuche angestellt, stets mit gleichem Erfolge, mit: Epikotylen von *Phaseolus multiflorus*, 3—5 cm lang; Epikotylen von *Vicia Faba*, 1½—3 cm lang; Hypokotylen von *Helianthus annuus*, 2—4 cm lang; Koleoptilen von *Avena sativa*, ½—1 cm lang; Wurzeln von *Vicia Faba*, 0,3—2 cm lang; Wurzeln von *Pisum sativum*, 1—2 cm lang; sowie mit Sprossen von *Hippuris* und mit Blütensprossen von *Capsella bursa pastoris*.

Überblickt man nun alle diese Versuche, so sieht man, daß sich in kaum einem von ihnen einmal eine Pflanze im Sinne der nach Czapeks Ansicht optimalen Reizlage ($\pm 45^{0}$) geotropisch gekrümmt hat. Ich möchte hervorheben, daß diese und die noch weiterhin mitzuteilenden Versuche mit zwei Klinostaten ausgeführt wurden, bei denen durch Vorversuche eine absolut gleichmäßige Rotation sichergestellt worden war. Auf einer ungleichmäßigen Rotation kann also die Abweichung meiner Ergebnisse von denen Czapeks nicht beruhen. Krümmungen im Sinne der Lage $+45^{0}$ habe ich übrigens nur bei Wurzeln (vgl. Versuch 10) hier und da beobachten können. Sie sind offenbar auf die unregelmäßigen Nutationen zurückzuführen, die dem Experimentator an Wurzeln so oft entgegentreten. Daß sie nicht geotropischer Natur sind, kann man auch daraus ersehen, daß sie nach einiger Zeit (Vers. 10) in eine solche gerade entgegengesetzte Krümmung übergehen, wie sie bei der Mehrzahl der Wurzeln von vornherein eingetreten ist. Es liegt durchaus kein Grund vor, bei dieser Erscheinung etwa an eine geotropische Umstimmung zu denken. Die einzige Abweichung,

die von der geotropischen Krümmung im Sinne der Horizontalen öfter beobachtet wurde, war eine starke Krümmung rechtwinklig zu dieser Richtung. Wir werden solchen Krümmungen auch bei anderen Versuchen noch begegnen. Sie finden ebenfalls ihre Erklärung in den Nutationen, die die Pflanzen ausführen. Ich habe ja schon erwähnt, daß die Hauptnutationsebene immer rechtwinklig zu den erwarteten geotropischen Krümmungen gerichtet wurde. Die Nutation ist es aber nicht allein, die diese Krümmungen hervorruft; es kombinieren sich vielmehr mit ihr geotropische Impulse komplizierter Art, die nach Beginn der Nutationskrümmung durch die Rotation an der geneigten Achse hervorgerufen werden. Ich sehe keinen Grund, hier auf sie näher einzugehen.

Im übrigen aber verhalten sich unter den besonderen Versuchsbedingungen, bei der gleichmäßigen Rotation an der schräg gestellten Klinostatenachse, bei der Kombination der Horizontalen und der Lage 45° unterhalb, bezw. oberhalb der Horizontalen, als oberer und unterer Hauptseitenlinie des Kegelmantels und bei einer Rotationsgeschwindigkeit von 14 Minuten, alle Versuchsobjekte, die ich untersucht habe, nämlich junge und ältere Keimwurzeln, Epikotyle und Hypokotyle, sowie Sprosse und Grashalme, völlig übereinstimmend: Es scheint unter diesen Bedingungen die Horizontale gegenüber der Lage 45° unter- bezw. oberhalb der Horizontalen als Reizlage bevorzugt zu sein. Die Pflanzen suchen sich in die entsprechende, theoretisch vorausbestimmte, neue Gleichgewichtslage einzustellen. Läßt man die Versuche lange genug fortgehen, so kann man sehen, wie die Krümmungen tatsächlich mehr und mehr verstärkt werden, bis die Gleichgewichtslage entweder vollständig oder doch wenigstens mit geringerer oder größerer Annäherung erreicht wird. Diese Annäherung ist bei den untersuchten Pflanzenspezies verschieden. Sie wird offenbar durch die geotropische Empfindlichkeit, sowie durch das Verhältnis von Autotropismus und Geotropismus bedingt. Welchem dieser Faktoren dabei die Hauptbedeutung zuzusprechen ist, läßt sich ohne eingehendste Untersuchung nicht beurteilen. Manche Tatsachen, die ich später mitteilen werde, sprechen nicht dafür, daß diese Verschiedenheiten durch die verschiedene geotropische Empfindlichkeit bedingt werden. So ist es nicht als ausgeschlossen zu betrachten, daß sich meine Methode der Klinostatendrehung mit Hilfe richtiger Überlegungen zu einer Feststellung der relativen Größe der autotropischen Empfindlichkeit verschiedener Pflanzen als geeignet er-

wiese. Doch habe ich vorläufig in dieser Richtung nicht weiter experimentiert. —

Die mitgeteilten Versuche machen noch eine eingehendere Analyse notwendig. Sie lehren, daß die Effekte der kurz dauernden geotropischen Reizungen, welche an den Versuchspflanzen bei der Rotation von allen Seiten stattfinden, sich summieren und anhäufen. Diese Summation geschieht in der Art, daß schließlich eine geotropische Krümmung zustande kommt. Die geotropische Krümmung läßt erkennen, daß diejenigen Reizungen, die bei der Drehung in den Lagen zwischen den seitlichen Hauptseitenlinien (ihre Richtung beträgt $-22\,^1/_2\,^0$, bezw. $+22\,^1/_2\,^0$ für die Versuche mit Wurzeln) und der oberen Hauptseitenlinie, nämlich der Horizontalen, erfolgen, stärker sind als diejenigen Reizungen, die in den Lagen zwischen den seitlichen Hauptlinien und der unteren Hauptlinie, nämlich der Lage -45^0, bezw. $+45^0$ für Wurzeln, erteilt werden. Die optimale Reizlage des Geotropismus muß bei meiner Versuchsanordnung also jedenfalls einen kleineren Winkel mit der Horizontalen bilden, als die seitlichen Hauptlinien unseres Kegelmantels. Er muß also kleiner sein als $-22\,^1/_2\,^0$, bei Wurzeln als $+22\,^1/_2\,^0$. Eine Entscheidung jedoch darüber, welcher der Winkel zwischen der Horizontalen und $-22\,^1/_2\,^0$ (bei Wurzeln $+22\,^1/_2\,^0$) nun der eigentlichen optimalen Reizlage entspricht, läßt sich aus den bisherigen Versuchen nicht herbeiführen. Denn wir würden offenbar die geotropische Krümmung, wenn die Horizontale die optimale Reizlage wäre, in demselben Sinne wie in unseren Versuchen erhalten, wie wenn sie in einem beliebigen anderen Winkel, in den angegebenen Grenzen, zu suchen wäre. Es ist nicht schwer, die optimale Reizlage des Geotropismus bei meinen Versuchsbedingungen noch genauer zu ermitteln, und zwar nach dem Prinzip der Einengung: Man nimmt zunächst die Rotation in einem Kegelmantel vor, in dem man die Horizontale mit dem Winkel $22\,^1/_2\,^0$ kombiniert. Sollte sich auch in diesen Versuchen die Horizontale als günstiger erweisen, so kombiniert man in weiteren Versuchen bei der Rotation die Lagen $\pm 0^0$ und -11^0, dann die Lagen $\pm 0^0$ und $-5^0\,30'$ und so fort. Analoges gilt für die Wurzeln. Ich möchte hier einige solche Versuche anführen.

Versuch 13. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, **— 22°**. 14 und 28 Min.

Temp.	Std.zeit	8 Hypokotyle, 1—1,5 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
26°	10^{05} V.	Rotationsbeginn; 14 Min.	Horizontal gelegt.
27°	12^{00} „	Hypokotyle gerade.	Die geotropische Krümmung hat schon begonnen.
27°	12^{50} N.	Anfang einer geotropischen Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung verstärkt.
27°	4^{00} „	Krümmung ganz wenig verstärkt.	desgl.
25°	7^{00} „	desgl. Von nun ab 28 Min.	Pflanzen mit der Sproßspitze senkrecht.
26°	9^{00} V.	Krümmung kaum weiter verstärkt.	desgl.

Versuch 14. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, **— 22°**. 14 und 28 Min.

Temp.	Std.zeit	10 Hypokotyle, 1—2 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
28°	11^{05} V.	Rotationsbeginn; 14 Min.	Horizontal gelegt.
28°	12^{30} N.	Alle Keimlinge ungekrümmt.	Die geotropische Krümmung hat bereits begonnen.
27°	2^{00} „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung verstärkt.
26°	6^{00} „	Krümmung im gleichen Sinne etwas verstärkt.	desgl.
27°	9^{00} V.	desgl.*)	

*) Die Krümmung ist am Schlusse des Versuches nicht sehr bedeutend, aber bei allen ausgesprochen im Sinne der Horizontalen.

Versuch 15. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, **— 11°**. 28 Min.

Temp.	Std.zeit	10 Hypokotyle, 2—4 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
27°	10^{30} V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
28°	2^{30} N.	Bei einigen Hypokotylen (3—4) erster Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Alle Hypokotyle sehr stark geotropisch gekrümmt.
27°	6^{00} „	Krümmung ganz wenig verstärkt, bei im ganzen 6 Hypokotylen. 2 Pflanzen sind gerade, 2 rechtwinklig zur geotropischen Krümmungsebene gekrümmt.	Krümmung sehr verstärkt.
26°	9^{00} V.	desgl.	

Versuch 16. Epikotyle von *Vicia Faba.* $\pm 0^\circ$, $-$**22°**. 14 und 28 Min.

Temp.	Std.zeit	4 Hypokotyle, 1—3 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
26°	9²⁰ V.	Rotationsbeginn; 14 Min.	Horizontal gelegt.
27°	12⁰⁰ „	Alle 4 Epikotyle noch gerade.	Geotropische Krümmung schon begonnen.
28°	2⁰⁰ N.	Erster Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung verstärkt.
27°	6⁰⁰ „	Krümmung ganz wenig verstärkt. Von nun ab Umdrehunggeschw. 28 Min.	desgl.
26°	10⁰⁰ V.	desgl.*)	

*) Die Krümmung ist am Schlusse des Versuches nicht sehr bedeutend, aber bei allen augenfällig im Sinne der Horizontalen.

Versuch 17. Epikotyle von *Vicia Faba.* $\pm 0^\circ$, $-$**11°**. 28 Min.

Temp.	Std.zeit	3 Epikotyle, 4 cm lang	Kontrollpflanzen gleicher Länge
27°	10⁴⁵ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
27°	12⁴⁵ N.	—	Die geotropische Krümmung hat schon begonnen.
27°	3⁰⁰ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung verstärkt.
26°	6³⁰ „	Krümmung etwas, aber wenig verstärkt.	desgl.
27°	9⁰⁰ V.	Krümmung nicht verstärkt.	
27°	6⁰⁰ N.	desgl.	

Versuch 18. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus.* $\pm 0^\circ$, $-$**10°**. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	3 Epikotyle, 3 cm lang	Kontrollpflanzen gleicher Länge
25°	10⁵⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	2⁰⁰ N.	Epikotyle gerade.	Epikotyle schon stark geotropisch gekrümmt.
27°	6⁰⁰ „	Epikotyle kaum merklich im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Krümmung bedeutend verstärkt.
26°	9⁴⁰ V.	desgl. Achse von 5° auf 7,5° gesenkt.	
27°	11³⁰ „	Die Krümmung im Sinne der Horizontalen verstärkt.	

Ich habe es nicht für nötig gehalten, für diese Versuche wieder alle die Versuchsobjekte heranzuziehen, die ich früher verwendet hatte. Sie dürften sich nicht anders verhalten. Die angestellten Versuche lehren, daß bei meinen Versuchsbedingungen von allen Lagen zwischen der Horizontalen und jenem Ablenkungswinkel, den Czapek für optimal

hält, tatsächlich die Horizontale oder doch ein um weniger als 5° von ihr abweichender Winkel die optimale Reizlage des Geotropismus ist. An diesem Ergebnisse wird durch eine Veränderung der Rotationsgeschwindigkeit nichts geändert: es bleibt dasselbe, ob ich die Klinostatenachse in 28, in 14 oder in 6 Minuten rotieren lasse. Daß bei einer geringeren Neigung (5° oder 11°) der Klinostatenachse die geotropische Krümmung der Versuchspflanzen geringer ausfällt und sehr viel später eintritt als bei stärkerer Neigung (zB. —22½°), wie aus meinen Versuchen zu ersehen ist, kann nicht wundernehmen. Ich werde darauf im weiteren Berichte über meine Untersuchungen zurückkommen.

Weiter zeigen meine Versuche mit vollster Deutlichkeit, daß bei der gleichmäßigen Rotation am Klinostaten, wenigstens bei den bisher angewendeten Rotationsgeschwindigkeiten von 28, 14 und 6 Minuten, in jeder Lage geotropische Reizungen stattfinden, und daß sich die dadurch bewirkten kleinen Erregungen mit der Zeit so summieren können, daß schließlich eine geotropische Reaktion eintritt. Meine Versuche liefern also einen exakten Beweis für die Richtigkeit der Sachsschen Klinostatentheorie, die in neuerer Zeit namentlich Noll mit Nachdruck vertreten hat. Auch darauf werde ich später noch näher einzugehen haben.

b) Kombination von zwei Stellungen, von denen die eine oberhalb, die andere unterhalb der Horizontalen gelegen ist, namentlich solchen, die mit der Horizontalen nach oben und nach unten gleiche Winkel einschließen.

Bisher wurde nur die Horizontale mit den Winkeln unterhalb der Horizontalen kombiniert. Um einen klaren Einblick in das Verhältnis der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln von der Horizontalen zu erhalten, wird es nun weiterhin noch nötig sein, unter denselben Versuchsbedingungen, nämlich bei gleichmäßiger Rotation am Klinostaten, zwei Lagen miteinander zu kombinieren, von denen die eine schräg oberhalb, die andere aber schräg unterhalb der Horizontalen gelegen ist.

Es ergeben sich da zwei Möglichkeiten: entweder können die Winkel, welche die beiden ausgewählten Stellungen mit dem Horizonte bilden, ungleich sein, dann ist die Klinostatenachse wie bisher schräg zu stellen, oder aber sie können auch gleich sein,

dann ist die Achse in horizontale Lage zu bringen. Dies muß aus Gründen, die erst später erörtert werden können, mit Senkblei und Transporteur so genau wie nur irgend möglich geschehen. Beide Versuchsreihen werden gleich wichtig sein zur Beurteilung der optimalen Reizlage. Ich beginne mit Versuchen der letzteren Art.

Versuch 19 u. 20. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. + 45°, — 45°. 14 Min.

V. 19: 14 Hypokotyle, ½—1 cm lang, zeigten nach 24 Stunden Rotation keine ausgesprochene geotropische Krümmung; desgl. in Versuch 20 8 etiolierte Hypokotyle, 10 cm lang.

Versuch 21 u. 22. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*. + 45°, — 45°. 2 Min. (V. 21), 14 Min. (V. 22).

V. 21: 4 Epikotyle, 1—2 cm lang, zeigten bei 2 Min. Rotationsgeschw. nach 24 Stunden keine ausgesprochene Krümmung, ebensowenig in Versuch 22 3 Epikotyle, 4—8 cm lang, bei 14 Min. Rotationsgeschw.

Versuch 23. Epikotyle von *Vicia Faba*. + 45°, — 45°. 14 Min.

4 Epikotyle, 1—1½ cm lang, nach 24 Std. gerade. Versuch noch zweimal mit gleichem Erfolge wiederholt.

Versuch 24. Koleoptile von *Avena sativa*. + 45°, — 45°. 14 Min.

8 Koleoptile, ½—1½ cm lang, nach 24 Stunden Rotation (abgesehen von Nutationen) gerade.

Versuch 25. Koleoptile von *Panicum miliaceum* f. *contractum*. + 45°, — 45°. 26 Minuten.

10 Koleoptile, ½—1 cm lang, nach 16 Stunden noch gerade.

Versuch 26 u. 27. Wurzeln von *Vicia Faba*. + 45°, — 45°. 14 Min. (V. 26) und 2 Min. 20 Sek. (V. 27).

V. 26: 7 Keimlingswurzeln, ½—1 cm lang; V. 27: 5 Keimlingswurzeln, 1—2 cm lang, in 24 Stunden Rotation; abgesehen von unregelmäßigen Nutationen dauernd ohne ausgesprochene geotropische Krümmung.

Versuch 28 u. 29. Wurzeln von *Phaseolus multiflorus*. + 45°, — 45°. 2 Min. 20 Sek. (V. 28) und 14 Min. (V. 29).

V. 28: 5 Keimlingswurzeln, 1—3 cm lang; V. 29: 7 Keimlingswurzeln, ½—1 cm lang, wie in Vers. 26 u. 27!

Versuch 30. Wurzeln von *Pisum sativum*. + 45°, — 45°. 14 Min.

12 Keimlingswurzeln, ½—1 cm lang, wie in Vers. 26—29.

Versuch 31. Grashalme von *Lolium perenne*. + 45°, — 45°. 14 Min.

6 Halme nach 36 Stunden noch völlig gerade. Versuch noch einmal mit gleichem Erfolge wiederholt.

Weitere Versuche mit Grashalmen von *Hordeum sativum* und *Secale cereale* fielen ganz ebenso aus.

In allen Versuchen sind sämtliche Versuchsobjekte: Wurzeln, Epi- und Hypokotyle, sowie die Halme von *Lolium perenne* und anderen Gräsern bei der Kombination der Stellungen 45° nach aufwärts und 45° nach abwärts vom Horizonte völlig gerade geblieben oder haben nur unregelmäßige Nutationen nach allen beliebigen Richtungen ohne Bevorzugung einer derselben ausgeführt. Daß bei einigen dieser Versuche nicht etwa die schnelle Rotation Schuld an diesem Ergebnisse ist, wird aus weiteren Abschnitten meiner Arbeit zu ersehen sein.

Aus den angeführten Versuchen wird man also folgern müssen, daß bei meinen besonderen Versuchsbedingungen die Winkel 45° ober- und unterhalb der Horizontalen sich hinsichtlich der Größe der geotropischen Erregungen nicht so wesentlich unterscheiden, daß eine geotropische Krümmung zustande kommen könnte. Verfrüht wäre es aber natürlich, aus diesen Erfolgen schließen zu wollen, daß die geotropischen Erregungen in beiden Lagen genau gleich groß seien. Wissen wir doch vorläufig garnichts darüber, wie groß der Unterschied antagonistischer Erregungen bei Kombination verschieden großer Ablenkungswinkel aus der Ruhelage sein muß, um eine geotropische Krümmung hervorzurufen! Daß man tatsächlich berechtigt ist, in meinen Versuchen aus dem Ausbleiben einer Krümmung auf eine annähernd gleiche Größe der antagonistischen Erregungen zu schließen, werde ich später zeigen. Hier genügt es zu wissen, daß der Unterschied der Reizungen in den Stellungen + 45° und — 45° weit geringer sein muß als der Unterschied in den Lagen + 0° und — 45°; bei Kombination der letzteren trat ja schon nach kurzer Zeit eine sehr kräftige Krümmung ein, während sie im anderen Falle ausblieb. Diese Tatsachen sind aber mit der Annahme ganz unvereinbar, daß die Lage — 45° (für Wurzeln + 45°) die optimale Reizlage ist.

Ich habe nun auch andere Stellungen, die mit der Horizontalen nach aufwärts und nach abwärts gleiche Winkel bilden, miteinander am gleichmäßig rotierenden Klinostaten kombiniert, stets mit dem gleichen Erfolge, daß die Versuchspflanzen entweder völlig gerade blieben oder unregelmäßige Nutationen ohne Bevorzugung einer besonderen Richtung ausführten. Es hätte hier keinen Zweck, diese Versuche mitzuteilen. —

Weiterhin habe ich dann auch solche Lagen miteinander kombiniert, die nach aufwärts und nach abwärts mit der Horizontalen ungleiche Winkel einschließen. Die Ergebnisse dieser Ver-

suche waren stets gleich: ich erhielt immer geotropische Krümmungen im Sinne derjenigen Stellung, die den kleinsten Winkel mit der Horizontalen bildete, die also dem Horizonte am nächsten war, vorausgesetzt nur, daß die Abweichungen der beiden Lagen vom Horizonte um einen nicht zu kleinen Betrag verschieden waren. Die minimale Größe dieses Betrages will ich in einem späteren Abschnitt zu bestimmen versuchen. Ich gebe hier einige Beispiele:

Versuch 32. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. + 35°, — 65°. Achse — 15°. 6 Minuten.

Temp.	Std.zeit	12 Hypokotyle, 3—4 cm lang	Kontrollhypokotyle
26°	2⁴⁰ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	4¹⁰ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Lage + 35°.	Die geotropische Krümmung schon etwas stärker als bei den rotierenden Pflanzen.
26°	6⁰⁰ „	Krümmung sehr verstärkt.	Krümmung sehr verstärkt, stärker als bei den rotierend. Pflanzen.

Versuch 33. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. + 35°, — 55°. Achse — 10°. 28 Minuten.

Temp.	Std.zeit	12 Hypokotyle, 3—4 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
27°	8⁵⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	11³⁰ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Lage + 35°.	Die geotropische Krümmung ist schon vorangeschritten.
27°	12⁴⁵ N.	Krümmung etwas verstärkt.	Krümmung bedeutend verstärkt.
26°	4⁰⁰ „	Krümmung noch etwas verstärkt.	desgl.

Versuch 34. Epikotyle von *Vicia Faba*. + 55°, — 35°. Achse + 10°. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle, 1—2 cm lang	4 Kontrollpflanzen entsprechender Länge
25°	9⁰⁰ V.	Rotationsbeginn mit horizontaler Achse + 45°, — 45°.	—
26°	6⁰⁰ N.	Alle Epikotyle gerade.	—
27°	9⁰⁰ V.	desgl. Achse 10° gehoben.	Horizontal gelegt.
27°	11⁰⁰ „	desgl.	Anfang einer geotropischen Krümmung.
28°	12⁰⁰ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Lage — 35°.	Krümmung fortgeschritten.
25°	6⁰⁰ N.	Krümmung etwas, aber nicht sehr verstärkt.	desgl.
26°	10⁰⁰ V.	Krümmung nicht weiter verstärkt.	

Diese Versuche liefern mit vielen anderen, später noch mitzuteilenden nochmals einen schlagenden Beweis dafür, daß bei meinen Versuchsbedingungen die Horizontale selbst die optimale

Reizlage ist. Man kann ja mit dieser Abänderung meiner Methode, durch Wahl aller verschiedenen, nur denkbaren Winkel, den ganzen Raum zwischen der normalen parallelotropen Ruhelage und der Inverslage gewissermaßen absuchen. Man erhält dabei stets das gleiche Ergebnis.

II. Versuche mit dem intermittierend rotierenden Klinostaten.

Die Versuche mit dem gleichmäßig rotierenden Klinostaten haben den Nachteil, daß die Pflanzen auf allen Seiten geotropisch gereizt werden, und daß sie in denjenigen Ablenkungswinkeln, in denen die Größe der geotropischen Impulse geprüft werden soll, nur kurze Zeit verweilen. Es erschien also zweckmäßig, sie durch andere zu ergänzen, bei denen eine geotropische Reizung abwechselnd in den beiden kombinierten Lagen derart bewirkt wurde, daß die Versuchspflanzen immer einige Zeit in einer dieser Stellungen blieben, sodann aber durch Umdrehung schnell in die andere Stellung gelangten. Dies war mit Hilfe meines intermittierenden Klinostaten leicht zu erreichen.

Über die Versuchsanordnung muß ich hier noch folgendes bemerken. Man kann am intermittierenden Klinostaten zwei beliebige Lagen zunächst ebenso kombinieren wie am gleichmäßig rotierenden Apparat, d. h. durch Schiefstellung der Achse. Außerdem kann man aber die Achse auch horizontal stellen und die beiden gewünschten Stellungen in einer zur Achse senkrechten Ebene kombinieren. Leicht einzusehen ist, daß nur bei Anwendung der ersteren Methode die Versuchsobjekte bei der Umdrehung von einer Stellung in die andere beide Male gleiche Wege durchlaufen, bei der letzteren Methode aber ungleiche Wege: nämlich bei Kombination der Stellungen $\pm 0^{0}$ und -45^{0} einmal von $\pm 0^{0}$ über die Inverslage nach -45^{0}, das zweite Mal von -45^{0} über $\pm 0^{0}$ und die normale Ruhelage nach $\pm 0^{0}$, oder umgekehrt. Da die Auslösungen der Drehung stets zu gleichen Zeiten erfolgen, so ist klar, daß die Versuchsobjekte sich ungleiche Zeiten in den kombinierten Lagen befinden müssen. Sie werden nämlich dann, wenn der Weg von $\pm 0^{0}$ nach -45^{0} der kürzere ist, in der nach Czapeks Ansicht optimalen Reizlage -45^{0} einen sehr kurzen Zeitraum länger verweilen als in der Horizontalen. Gerade dieser Umstand macht diese Methode besonders angenehm. Ich habe deshalb vor allem mit ihr gearbeitet. Wie früher, so wurden auch

jetzt wieder die Versuche mit der Reizung in der Lage — 45° (für Wurzeln + 45°) begonnen.

Ehe ich mich mit der Konstruktion meines intermittierenden Apparates beschäftigte, habe ich übrigens auch einige Vorversuche mit einer ganz primitiven Vorrichtung ausgeführt. Sie war ganz ähnlich jener, mit der auch Czapek (895*a*, p. 1216 ff.) gearbeitet hat: Die Versuchspflanzen wurden in einem Topfhalter befestigt, der drehbar an einem Stativ angebracht war und in bestimmten Zeitintervallen mit der Hand von der einen Stellung in die andere bewegt. Ich möchte zwei solche Versuche hier mitteilen. Namentlich der zweite dürfte einiges Interesse bieten.

Versuch 35. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. ± 0°, — 45°.

Stundenzeit	12 halbetiolierte Hypokotyle, 4—6 cm lang	10 entsprechende Kontrollpflanzen
	Die Pflanzen blieben in jeder der Lagen genau 15 Minuten.	
9 30 V.	Beginn des Versuches.	Horizontal gelegt.
11 15 „	Krümmungsbeginn bei der Mehrzahl der Hypokotyle, im Sinne der Horizontalen.	Die geotropische Krümmung hat schon begonnen.
1 00 N.	9 Keimlinge stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Krümmung verstärkt.

Versuch 36. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. ± 0°, — 45°.

Stundenzeit	8 halbetiolierte Hypokotyle, 3—8 cm lang	10 entsprechende Kontrollpflanzen
	Die Pflanzen blieben in der Horizontallage nur je 10 Min., in der Lage — 45° dagegen je 15 Min.	
8 45 V.	Beginn des Versuches.	Horizontal gelegt.
12 55 N.	5 Keimlinge ganz gerade, 2 spurenweise im Sinne der Horizontalen gekrümmt, 1 spurenweise im entgegengesetzten Sinne.	Alle Keimlinge sehr stark geotropisch gekrümmt.

Aus diesem Versuche kann man sehen, daß die Krümmungen im Versuche 35 nicht etwa durch ungenaues Einhalten der Expositionszeiten in den beiden Lagen zustande gekommen sein können, sondern nur dadurch, daß eben die Horizontale die bessere Reizlage ist. Um wie viel günstiger sie ist, erfährt man ebenfalls mit Annäherung aus diesem Versuche: Wenn man die Expositionszeiten in den Stellungen ± 0° und — 45° so wählt, daß sie sich verhalten wie 2 : 3, so tritt noch keine Krümmung im

Sinne der Lage —45° ein; allerdings unterbleibt alsdann die Reaktion im Sinne der Lage +0°. Ich werde darauf im nächsten Abschnitte zurückkommen. Hier sei zunächst über die Versuche mit dem intermittierenden Klinostaten berichtet, bei denen die Pflanzen in einer jeden der beiden Stellungen annähernd gleiche Zeiten verweilten.

a) Kombination der horizontalen Lage mit der nach Czapeks Ansicht optimalen Reizlage.

Solche Versuche wurden angestellt mit 1—5 cm langen Epikotylen von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus*; 0,5—2 cm langen Hypokotylen von *Helianthus annuus*; 0,5—2 cm langen Koleoptilen von *Avena sativa* und *Panicum miliaceum*; 0,4—1 cm langen Wurzeln von *Pisum sativum*; 0,5—2 cm langen Wurzeln von *Vicia Faba* und *Phaseolus*, und zwar sämtlich bei einer Rotationsgeschwindigkeit von 14 Minuten. Sie hatten bis in alle Einzelheiten genau denselben Verlauf wie die entsprechenden Versuche mit dem gleichmäßig rotierenden Apparate, sodaß es nicht nötig ist, die Protokolle mitzuteilen. Wir werden also zu dem Schlusse genötigt, daß auch bei diesen Versuchsbedingungen wiederum die Horizontale günstiger ist als die Lage —45° (+45°). In ähnlicher Weise, wie es schon früher geschah, läßt sich auch für die intermittierende Reizung durch Einengung zeigen, daß die Horizontale überhaupt günstiger ist als jede andere, zum Horizonte geneigte Lage, daß sie also die optimale Reizlage ist. Bei allen diesen Versuchen wurde die Rotation der Versuchspflanzen, wie ich noch besonders hervorheben möchte, am intermittierenden Klinostaten stets so gewählt, daß die geotropische Krümmung im entgegengesetzten Sinne erfolgen mußte wie eine etwaige Krümmung infolge der Wirkung der Zentrifugalkraft.

b) Kombination zweier Stellungen, die mit der Horizontalen nach oben und nach unten gleiche Winkel einschließen.

Auch diese Versuche wurden mit all den Pflanzen ausgeführt, die ich unter a) erwähnt habe. Wie bei der gleichmäßigen Rotation, so erwiesen sich auch bei der intermittierenden die Reizungen in den Lagen +45° und —45° als nicht verschieden.

C. Die Differenzen zwischen meinen Versuchsergebnissen und denen der bisherigen Forscher.

Überblickt man alle bisher mitgeteilten Versuche, so entsteht nun vor allem die wichtige Frage: Wie lassen sich die Differenzen zwischen meinen Ergebnissen und denen Czapeks, Brzobohatýs und der Miß Pertz erklären? Ich will zunächst einmal voraussetzen, daß die Versuchsbedingungen dieser Forscher ebenso exakt waren wie die meinigen — ob sie es in Wirklichkeit sind, soll weiter noch untersucht werden. Dann müßte man also annehmen, daß die Verschiedenheiten unserer Ergebnisse durch Differenzen in der Versuchsanordnung hervorgerufen worden seien. In der Tat sind unsere Versuchsbedingungen recht verschieden, vor allen Dingen dadurch, daß diese Forscher ihre Versuchsobjekte meist — doch nicht immer! — weit über die geotropische Präsentationszeit hinaus in den betreffenden Ablenkungswinkeln ohne Intermittenz geotropisch reizten, ich dagegen mit Unterbrechung. Außerdem war bei den genannten Forschern die Reaktion meist die Folge einer einzigen Reizung von nur einer Seite, bei mir aber die Folge des ungleichen Gegeneinanderwirkens vieler Reizungen, die das Organ nacheinander von allen Seiten oder wenigstens von entgegengesetzten Seiten trafen.

Man könnte an die Möglichkeit denken, daß vielleicht die optimale Reizlage eine Funktion der ununterbrochenen Reizdauer sei, daß sie also bei intermittierenden Reizungen von kürzerer Einzeldauer als die Präsentationszeit anders sei als bei solchen, die weit länger als diese Zeit dauerten. Zweitens müßte man aber auch damit rechnen, daß die Reizstimmung vielleicht infolge der fortdauernden Wiederholung antagonistischer Reizungen sich derartig gegenüber derjenigen bei nur einseitiger Reizung geändert haben könnte, daß die optimale Reizlage bei jener die Horizontale wäre, bei dieser dagegen die Lage -45^0 (resp. $+45^0$). Rein theoretisch wäre es schließlich auch denkbar, daß vielleicht, trotzdem die optimale Reizlage auch bei antagonistischen Reizungen nicht die Horizontale, sondern diejenige wäre, die Czapek angibt, bei einem Antagonismus der Induktionen diejenigen schwächeren Reizungen, die das Versuchsobjekt senkrecht treffen (d. h. also in der Horizontallage), die anderen stärkeren Reizungen, die es schräg treffen (d. h. also in der optimalen Reizlage) aus inhärenten, im Pflanzen-

organismus liegenden Ursachen, die uns noch unbekannt wären, so zu überwinden vermöchten, daß eine Krümmung im Sinne der weniger begünstigten Stellung zustande käme. Dieser Gedanke ist aber durch alle Versuche, die ich bisher ausgeführt habe, völlig von der Hand zu weisen. Er würde sich namentlich auf jene Versuche, in denen nicht die Horizontale, sondern ein beliebiger Winkel mit der nach Czapeks Meinung optimalen Reizlage kombiniert wurde, garnicht anwenden lassen; denn es ist für das Versuchsergebnis völlig gleichgültig, welche Organseite bei der Reizung in eine der beiden Stellungen nach abwärts sieht. Zudem wissen wir, daß antagonistische geotropische Reizungen, die die orthotropen Versuchsobjekte senkrecht von zwei entgegengesetzten Seiten treffen, sich nicht zugunsten der einen Reizung hemmen.

Auch für die Möglichkeit, daß die optimale Reizlage eine Funktion der ununterbrochenen Reizdauer sei, sprechen meine Versuche nicht. Kombiniert man gleiche Winkel unterhalb und oberhalb der Horizontalen, so bleibt jede geotropische Krümmung in gleicher Weise aus, ob ich nun die Achse des Klinostaten mit 3 Minuten oder mit 28 Minuten Geschwindigkeit rotieren lasse. Im übrigen erwies sich die Horizontale auch dann als optimale Reizlage, als ich 3 cm lange Epikotyle von *Vicia Faba* intermittierend durch Umlegen mit der Hand in den Lagen $+0^{0}$ (= Horizontalrichtung) und -45^{0} fortgesetzt je eine Stunde reizte. Es trat zwar zunächst, wenn die Reizung in der Richtung -45^{0} begonnen wurde, eine Krümmung im Sinne dieser Stellung ein, sie wurde aber im weiteren Verlaufe des Versuches stets wieder völlig rückgängig gemacht und schlug in eine solche im Sinne der Horizontalen um.

Es bleibt also nur noch durch besondere Versuche zu entscheiden, ob der Gedanke, daß meine Ergebnisse durch eine Stimmungsänderung infolge der intermittierenden Reizung mehrerer Organseiten bedingt sein könnten, genügt, um die Differenzen zwischen meinen Beobachtungen und denen der früheren Forscher zu erklären.

Vorher scheint es mir aber doch zweckmäßig zu sein, die Untersuchungsmethoden meiner Vorgänger einer Kritik zu unterziehen. Auf Sachs, der die Frage nach der optimalen Reizlage rein theoretisch, ohne entscheidende Versuche, zu lösen gesucht hatte, brauche ich hier nicht einzugehen, ebensowenig auf Elfving.

Die Methode der intermittierenden Reizung ist im wesentlichen nur von Miß Pertz und Brzobohatý angewendet worden. Miß Pertz kombinierte an der horizontalen Achse des von ihr und F. Darwin konstruierten intermittierenden Klinostaten gleiche Winkel unterhalb und oberhalb der Horizontalen (zwischen 35° und 55°). Sie arbeitete mit Grashalmen, besonders von *Lolium perenne.* Leider ist nicht angegeben, wie lange Zeit die Reizungen währten. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich 15 Min. oder 30 Min. vermute. Von 34 Versuchen krümmten sich in 27 die Halme im Sinne der Lage —45°. In denjenigen Versuchen, die ich selbst mit Grashalmen von *Lolium perenne, Secale cereale* und *Hordeum sativum* am intermittierenden Klinostaten in entsprechender Weise und mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit bis zu 28 Min. (also mit einer Expositionszeit von 13—14 Min. in jeder Lage) angestellt habe, blieb die Krümmung stets aus; in einem Falle trat sogar eine entgegengesetzt gerichtete Krümmung ein. Wie das abweichende Ergebnis in den Versuchen von Miß Pertz zu erklären ist, weiß ich nicht. Doch vermute ich, daß sie nicht mit genau horizontaler Achse gearbeitet hat. Daß schon eine ganz geringe Neigung der Achse genügt, um Krümmungen der Art, wie sie Miß Pertz beobachtet hat, zu erhalten, wird aus einem späteren Abschnitte meiner Arbeit zu ersehen sein. Ungenaue Zentrierung oder ein ungleichmäßiger Gang des Uhrwerkes würde kaum in so vielen Versuchen eine bestimmt gerichtete Reaktion haben bewirken können. Ich glaube übrigens, daß meine Versuche schon deshalb mehr Beweiskraft besitzen, weil ich auch die Gegenversuche: die Kombination der Stellungen ±0° und —45° ausgeführt habe. Das hat Miß Pertz unterlassen. Das Ergebnis dieser Versuche stimmt mit demjenigen, das ich bei Kombination der Lagen +45° und —45° erhielt, völlig überein.

Brzobohatý arbeitete nach der brieflichen Mitteilung des Herrn Němec ebenfalls mit intermittierender Reizung und zwar an Wurzeln (von *Vicia Faba* und *Pisum sativum?*). Die Wurzeln wurden in geneigter Lage zum Horizonte in einem feuchten Raume auf einer Glasplatte befestigt. Nach je 10 Minuten wurde die Platte um 180° gedreht. An jungen Wurzeln traten Krümmungen ein im Sinne der Czapekschen optimalen Reizlage. Auch Brzobohatý kombinierte nur gleiche Winkel ober- und unterhalb der Horizontalen. Ich vermag nicht einmal Vermutungen darüber zu äußern, wie die Differenzen zwischen unseren Ergebnissen

zu erklären sind. Man könnte ja daran denken, daß die optimale Reizlage sich vielleicht mit der Temperatur ändert. Dafür sprechen indes meine Versuche nicht, die sowohl bei 15—20° C., wie auch bei 30° C. angestellt wurden und jedenfalls nicht bei anderen, als bei denen Miß Pertz und Brzobohatý gearbeitet haben dürften.

Abgesehen von der Methode der intermittierenden Reizung ist hauptsächlich diejenige der kontinuierlichen Reizung nur einer Seite zur Ermittlung der optimalen Reizlage herangezogen worden, indem man die Versuchsobjekte weit über die Präsentationszeit, nämlich eine Stunde oder noch länger, der einseitigen Schwerkraftwirkung in bestimmten Ablenkungswinkeln überließ. Diese Methode kam mit mancherlei Variationen zur Anwendung. Am wenigsten beweiskräftig ist jene, deren sich Brzobohatý in seiner Arbeit bedient hat. Er befestigte nämlich seine Versuchspflanzen wieder unter verschiedenen Winkeln auf einer Glasplatte, die in einem feuchten Raume senkrecht aufgestellt wurde. Ob die Versuchsorgane von den Keimlingen abgeschnitten oder ob die ganzen Keimlinge an der Platte angebracht wurden, vermag ich aus der Arbeit nicht mit Sicherheit zu ersehen. Nach 2—3 Stunden, ehe irgend welche Exemplare die Vertikale erreichten, wurden die eingetretenen Krümmungen gezeichnet und nach ihrer Größe die Intensitäten der geotropischen Reizungen in den verschiedenen Lagen beurteilt. Dabei ist aber garnicht berücksichtigt, daß die unter einem Winkel nach abwärts (bei Wurzeln nach aufwärts) an der Platte befestigten Pflanzen bei der geotropischen Krümmung durch Ablenkungswinkel hindurch bewegt werden, in denen die geotropischen Reizungen stärker erfolgen als in denjenigen Lagen, die bei der Krümmung von den horizontal angebrachten Pflanzen durchlaufen werden. Auf die Intensitäten der Reizungen kann man also aus solchen Versuchen nicht schließen. Deshalb habe ich auch nach dieser Methode Versuche nicht angestellt. Daß sie keine beweiskräftigen Ergebnisse liefern kann, darauf hatten übrigens schon F. Darwin und Miß Bateson (888, p. 65 ff.) hingewiesen. Sie haben sich deshalb veranlaßt gesehen, ihre Versuchsobjekte (Blütenschäfte von *Plantago* und *Brassica*) an der Ausführung einer Krümmung zu hindern und die Reizintensitäten nach der Größe der Nachwirkungskrümmungen zu beurteilen, welche die unter verschiedenen Winkeln zwei Stunden lang fixierten Pflanzen in der Seitenlage ausführten, nachdem sie aus der Zwangslage befreit waren. Dieser Methode hat sich auch Czapek bedient,

nur mit der kleinen Abweichung, daß er seine Versuchsobjekte (Keimwurzeln von *Lupinus*, *Faba*, *Phaseolus*, *Pisum*, *Zea*, das Hypokotyl von *Helianthus*, sowie die ausgewachsenen Halmknoten von *Secale*) 3—6 Stunden der Wirkung der Schwerkraft aussetzte und die Nachwirkung am Klinostaten beobachtete. Die ersteren Forscher erkannten als optimale Reizlage die Horizontale, Czapek dagegen die Lage —45° (bezw. +45°).

Ich habe die Versuche Czapeks in ähnlicher Weise wiederholt. Haupterfordernis für eine exakte Entscheidung war auch bei diesen Versuchen möglichste Gleichheit der Versuchspflanzen. Wegen des bekannten, überaus ungleichmäßigen Verhaltens der Wurzeln wählte ich zunächst die Epikotyle von *Vicia Faba* und *Phaseolus*, sowie namentlich auch die Hypokotyle von *Helianthus*, die ja auch Czapek benutzt hat, zur Untersuchung aus. Verglichen wurden immer Pflanzen zweier Kulturgefäße; von *Helianthus* deren 6—8, von *Faba* und *Phaseolus* 3—4. Ich verfuhr in folgender Weise: Zwei Klinostaten wurden im Dunkelzimmer dicht nebeneinander aufgestellt, die Kulturgefäße, nachdem die Versuchspflanzen an Holzstäben mit Wollefäden gut fixiert waren, an den horizontalen Rotationsachsen in den ringförmigen Topfhaltern befestigt und gleichzeitig in die zu vergleichenden Stellungen gebracht: das eine in die Lage —45°, das andere in die Horizontallage oder in die Lage +45°. Nachdem die Pflanzen 2—6 Stunden lang in diesen Stellungen der Schwerewirkung ausgesetzt worden waren, wurden sie aus ihrer Zwangslage befreit und nach genauer Zentrierung der Töpfe an den Klinostaten mit gleichen Umdrehungsgeschwindigkeiten in vertikaler Ebene rotiert. Der geotropische Effekt wurde nach der eintretenden Nachwirkung beurteilt. Das stärkste Ausmaß der Krümmung war 1—2 Stunden nach Beginn der Rotation zu beobachten[1]). Jedoch wurde die Rotation meist sehr viel länger fortgesetzt, vielfach bis zum Ausgleich der geotropischen Reaktion.

1) Czapek sagt (895, p. 287): „Bei den Wurzeln und Hypocotylen wurde die Messung der nach 24stündiger Rotation am Klinostaten erzielten Winkel sowohl an genauen Zeichnungen der gekrümmten Objecte, als auch an den Pflanzen selbst vorgenommen.“ Bei meinen entsprechenden Versuchen war nach 24stündiger Rotation die Krümmung an Wurzeln und an Hypokotylen (von *Helianthus*) durch Autotropismus wieder völlig ausgeglichen. Wenn es auch möglich wäre, daß diese Differenz durch die Verschiedenheit der Temperaturen, bei denen die Versuche ausgeführt wurden, zu erklären ist (Czapek arbeitete bei 17—19° C., ich meist bei 24—26° C.), so kann ich es nach allen meinen Erfahrungen doch nicht für zweckmäßig halten, die Krümmungen erst nach so langer Rotation zu vergleichen. Übrigens sagt Czapek an einer anderen Stelle seiner

Die Hoffnung freilich ist nicht in Erfüllung gegangen, daß sich vielleicht aus der verschiedenen Schnelligkeit dieses Ausgleiches ein sicherer Schluß auf die optimale Reizlage würde ziehen lassen. Ebensowenig kann ich die Angabe von Czapek (898, p. 194) bestätigen, daß sich eine Nachwirkung am längsten nach Reizung in derjenigen Stellung erzielen lasse, die einen Winkel von 135° mit der Ruhelage bildet. In welcher der beiden zu vergleichenden Stellungen die stärkere Nachwirkung eintrat, ließ ich fast stets von Dritten beurteilen, die über die Versuchsanordnung im einzelnen nicht unterrichtet waren[1]. Wurden Verschiedenheiten in den Intensitäten der Krümmungen bei den unter verschiedenen Winkeln der Schwerkraft exponierten Kulturgefäßen beobachtet, so durfte nicht ohne weiteres daraus ein Schluß auf die Größe der geotropischen Reizungen gezogen werden, da nach meinen anderweitigen Erfahrungen die Pflanzen der verschiedenen Kulturen aus unbekannten Ursachen sich durch den Grad ihrer Empfindlichkeit (oder Reaktionsfähigkeit) oft nicht unwesentlich unterscheiden. Wurden also größere Verschiedenheiten in der Intensität der Nachwirkung festgestellt, so wurde nach dem Ausgleich der Krümmungen der Versuch in der Weise wiederholt, daß die zuvor in der Lage — 45° der Schwerkraft exponierten Pflanzen in die Stellung ± 0° resp. + 45°, die in einer dieser Lagen exponierten dagegen nun in die Stellung — 45° gebracht wurden. Außerdem wurden sehr viele Kulturen miteinander verglichen. Die Temperatur betrug bei allen Versuchen 20—26°.

Zunächst habe ich die nach Czapeks Ansicht optimale Reizlage und die Horizontale auf die Nachwirkungsgrößen hin geprüft. Die Ergebnisse sind folgende:

Tabelle 1.

I. Epikotyle von *Vicia Faba*.

Versuch	Länge der Epikotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen		Krümmung
37	1—2 cm	2 h	— 50°	± 0°[2]	gleich!
38	2—4 „	2 h 30	— 45°	± 0°	± 0° ein wenig stärker.
39	1—2 „	3 h	— 45°	± 0°	gleich!

Arbeit (p. 324) ebenfalls, daß er an Keimstengeln von *Helianthus* selbst bei 12stündiger Exposition die Krümmung schon nach 12stündiger Rotation am Klinostaten verschwinden sah!

1) Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Birlinger für seine freundliche Unterstützung in dieser Hinsicht meinen besten Dank aussprechen.

2) Wegen der Bezeichnung der Stellungen vgl. p. 227.

(Fortsetzung der Tabelle.)

Versuch	Länge der Epikotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
40	1—4 cm	3 h 15	— 45° ± 0°	± 0° eine Spur stärker.
41	2—4 „	5 h	— 45° ± 0°	gleich!
42	2—5 „	6 h	— 55° ± 0°	gleich!
43	2—3 „	12 h	— 45° ± 0°	gleich!
44	2—3 „	13 h	— 45° ± 0°	gleich!
45	4—5 „	3 h	— 55° ± 0°	— 55° stärker.
			± 0° — 55°	± 0° stärker.

II. Hypokotyle von *Helianthus annuus.*

Versuch	Länge d. Hypokotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
46	2 cm	2 h 15	— 45° ± 0°	gleich!
47	2—4 cm	2 h 45	— 50° ± 0°	gleich!
48	3—5 „	3 h 15	— 45° ± 0°	± 0° stärker.
49	3—5 „	3 h 15	— 45° ± 0°	— 45° stärker.
			± 0° — 45°	gleich!
50	2—3 „	4 h	— 45° ± 0°	± 0° etwas stärker.
51	2—4 „	6 h	— 50° ± 0°	gleich!
52	1—2 „	15 h	— 45° ± 0°	gleich!

III. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus.*

Versuch	Länge der Epikotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
53	1—5 cm	2 h	— 45° ± 0°	gleich!
54	1—2 „	2 h 10	— 50° ± 0°	gleich!
55	5—8 „	3 h	— 45° ± 0°	± 0° stärker.
			± 0° — 45°	± 0° stärker.
56	2—3 „	4 h	— 45° ± 0°	gleich!

Es macht sich also ein wesentlicher Unterschied zwischen den Lagen ± 0° und — 45° (— 45° bis — 55°) nicht geltend. Wäre die Stellung — 45° die optimale Reizlage, so müßte jedenfalls der Unterschied in der Größe der Reizungen und der Krümmungen zwischen den Stellungen — 45° und + 45° größer sein als der zwischen den Lagen — 45° und ± 0°. Um zu prüfen, ob dies zutrifft, habe ich auch diese Stellungen noch miteinander verglichen.

Tabelle 2.

I. Epikotyle von *Vicia Faba.*

Versuch	Länge der Epikotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
57	2—4 cm	2 h 10	+ 45° — 45°	— 45° stärker.
			— 45° + 45°	gleich!
58	1—3 „	3 h	+ 45° — 45°	gleich!
59	1—3 „	5 h	+ 45° — 45°	gleich!

II. Hypokotyle von *Helianthus annuus.*

Versuch	Länge d. Hypokotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
60	2—3 cm	2 h	+ 45° — 45°	gleich!
61	2—3 „	4 h	+ 45° — 45°	gleich!
62	3—5 „	5 h	+ 45° — 45°	+ 45° wenig stärker.
			— 45° + 45°	gleich!

III. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus.*

Versuch	Länge der Epikotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
63	1—2 cm	3 h	+ 45° — 45°	gleich!
64	2—5 „	5 h	+ 45° — 45°	gleich!
65	1—2 „	14 h	+ 45° — 45°	gleich!

Also auch zwischen den Stellungen + 45° und — 45° macht sich kein bemerkbarer Unterschied geltend hinsichtlich der geotropischen Nachwirkungskrümmungen, die am Klinostaten auftreten.

Außerdem habe ich auch entsprechende Versuche mit den Keimlingswurzeln von *Vicia Faba* angestellt. Die Samen wurden nach eintägiger Quellung in Wasser in Sägespänen zum Keimen gebracht. Hatten die Wurzeln die gewünschte Länge erreicht, so wurden sie in den schon früher benutzten Gefäßen (vgl. p. 229) mit Nadeln befestigt. Die Krümmung wurde wie bei Czapek durch Überschieben von entsprechend weiten Glasröhren verhindert. Es erwies sich als zweckmäßig, die Röhrchen mit Wasser zu füllen. Sonst schließt sich die Versuchsanordnung ganz an die bisherige an.

Tabelle 3.

Keimlingswurzeln von *Vicia Faba.*

Versuch	Länge der Wurzeln	Expositionszeit	Stellung der Wurzeln	Krümmung
66	1—2 cm	3 h	+ 45° ± 0°	gleich!
67	1—2 „	4 h	+ 45° ± 0°	+ 45° etwas stärker.
68	1—2 „	4 h	+ 45° ± 0°	gleich!
69	2—3 „	5 h	+ 45° ± 0°	± 0° stärker.
70	2—3 „	5 h	+ 45° ± 0°	gleich!
71	1 „	2 h 15	+ 45° — 45°	+ 45° stärker.
72	4—5 „	2 h	+ 45° — 45°	— 45° stärker.
73	3—5 „	1 h 15	+ 45° — 45°	gleich!
74	2—3 „	3 h	+ 45° — 45°	gleich!
75	1 „	3 h	+ 45° — 45°	gleich!

Die Versuche hatten, wie man sieht, im wesentlichen das gleiche Ergebnis wie diejenigen mit den Epikotylen und Hypokotylen. Dieses Ergebnis hat mich übrigens nach meinen früheren Erfahrungen, die ich bei der Rotation an der schräg gestellten Klinostatenachse

gewonnen hatte, nicht sonderlich überrascht. Habe ich doch bei der Kombination der Stellungen ± 0° und — 45° (bei Wurzeln + 45°) in der Mehrzahl meiner Versuche beobachtet, daß an den meisten untersuchten Objekten (vgl. p. 249) die geotropische Krümmung fast ebenso zeitig eintritt und annähernd in demselben Maße fortschreitet wie bei den horizontal gelegten Kontrollpflanzen! Daraus ist aber zu ersehen, daß auch noch die Differenz der in den Stellungen ± 0° und — 45° (+ 45°) zustande kommenden Erregungen genügt, um in gleicher Zeit eine annähernd ebenso intensive Reaktion herbeizuführen, wie der Impuls, der in der Horizontallage erfolgt. Wie das kommt, kann vorläufig, ohne Erledigung anderer Fragen, nicht entschieden werden. —

Schließlich wäre noch auf eine weitere Art der Anwendung kontinuierlicher Reizung einer Organseite einzugehen, deren sich Brzobohatý bedient hat, um nachzuweisen, daß nicht die Horizontale die optimale Reizlage ist. Er exponierte Versuchspflanzen, die auf einer Glasplatte unter verschiedenen Neigungswinkeln befestigt waren, ohne daß sie an der Ausführung einer geotropischen Krümmung gehindert worden wären, eine Stunde lang der Schwerkraftwirkung und ließ sie dann am Klinostaten rotieren. Während dieser einen Stunde tritt erfahrungsgemäß meist noch keine bemerkenswerte geotropische Krümmung ein, da die Latenzzeit, wenigstens für seine Versuchsobjekte (Wurzeln und Epikotyle von *Vicia Faba*, Koleoptile von *Avena sativa*), meist annähernd eine Stunde (oder länger) währt. Die eintretenden Nachwirkungen sollen nicht dafür sprechen, daß die Horizontale die optimale Reizlage sei. Ich hielt es nicht für überflüssig, selbst solche Versuche auszuführen. Jedoch bediente ich mich dabei derselben Versuchsanordnung wie vorher. In einigen der Versuche mit Wurzeln wurden mit Wasser gefüllte Glasröhrchen bis zum Beginn der Rotation über die Spitzenteile der Wurzeln geschoben. Die Temperatur betrug 20—25° C.

Tabelle 4.

	Versuch	Länge der Objekte	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen		Krümmung
Epikotyle von *Vicia Faba*	76	1—3 cm	1 h	— 45°	± 0°	gleich!
	77	3—4 „	1 h	— 45°	± 0°	gleich!
	78	1—2 „	1 h	— 55°	± 0°	gleich!
	79	1—3 „	1 h	— 45°	+ 45°	gleich!

(Fortsetzung der Tabelle.)

	Versuch	Länge der Objekte	Expositions-zeit	Stellung der Pflanzen		Krümmung
Epikotyle von *Phaseolus*	80	1—5 cm	55′	— 45°	± 0°	± 0° stärker.
	81	4—7 „	45′	— 45°	± 0°	± 0° stärker.
	82	4—5 „	55′	— 45°	+ 45°	— 45° stärker.
	83	1—3 „	55′	— 45°	+ 45°	gleich!
Hypokotyle von *Helianthus*	84	1 „	1 h	— 45°	± 0°	± 0° stärker.
	85	2 „	55′	— 45°	± 0°	gleich!
	86	1—3 „	55′	— 45°	+ 45°	+ 45° viel stärk.
	87	1—2 „	1 h	— 45°	+ 45°	+ 45° etw. stärk.
	88	2—3 „	50′	+ 45°	— 45°	gleich!
Wurzeln von *Vicia Faba*	89	1—2 „	1 h	+ 45°	± 0°	± 0° eine Spur stärker.
	90	3—5 „	1 h 15′	+ 45°	— 45°	gleich!
	91	2—3 „	1 h	+ 45°	— 45°	gleich!

Auch aus diesen Versuchen läßt sich, wie man sieht, garnichts über die optimale Reizlage entnehmen, da die Reaktionen in den Stellungen — 45°, + 45°, ± 0° fast völlig gleich sind.

Aus allen mitgeteilten Versuchen ist ersichtlich, daß die Methoden, deren sich Czapek und Brzobohatý bedient haben, nicht geeignet sind, um uns eine Einsicht in die optimale Reizlage des Geotropismus zu verschaffen. Sonach liegt vor der Hand keinerlei Grund vor, anzunehmen, daß die optimale Reizlage etwa eine Funktion der ununterbrochenen Reizdauer sei oder daß infolge der intermittierenden Reizung, die ich zum Nachweis der optimalen Reizlage verwendet habe, ein Stimmungswechsel in den gereizten Organen eingetreten sei. Im Gegenteil spricht die Tatsache, daß an den fixierten Keimlingen, die lange Zeit der Schwerkraft exponiert waren, auch noch die Nachwirkungen in den durch einen Winkel von 90° getrennten Stellungen + 45° und — 45° gleich sind, weit eher dafür, daß auch bei langer Exposition die Horizontale die optimale Reizlage ist, wie ich es ja für kürzere Expositionen erwiesen habe.

Abschnitt III.

Über das Verhältnis der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage.

Im vorigen Abschnitte glaube ich in exakter Weise gezeigt zu haben, daß die Horizontale die optimale geotropische Reizlage ist und daß gleiche Winkel unterhalb und oberhalb des Horizontes

sich hinsichtlich der geotropischen Impulse, die in gleichen Zeiten erfolgen, nicht wesentlich unterscheiden. Dagegen machte sich ein Unterschied in der Größe der Reizungen geltend zwischen der Horizontalen und allen Neigungswinkeln zum Horizonte, sowie auch zwischen allen denjenigen Lagen, die mit der Horizontalen nach aufwärts und nach abwärts ungleiche Winkel, eine gewisse Größe der Winkeldifferenz vorausgesetzt, einschließen. Dieser Unterschied bestand darin, daß durch Summation von gleich lange Zeiten andauernden, in den beiden Lagen entgegengesetzt gerichteten Reizungen schließlich eine geotropische Krümmung im Sinne derjenigen Stellung zustande kam, die am wenigsten von der optimalen Reizlage abwich. Ebenso wie die summierten Reizungen, so müssen natürlich auch die Einzelreizungen verschieden sein.

In welchem Verhältnisse stehen nun die geotropischen Erregungen, welche verschiedenen ungleichwertigen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage entsprechen, zueinander? Diese Frage ist einer experimentellen Behandlung zugänglich. Wir wissen, daß die Intensitäten der geotropischen Reaktion bei ein und demselben parallelotropen Organe, gleiche Außenbedingungen vorausgesetzt, abgesehen von der spezifischen Befähigung abhängig sind erstens von der Intensität der Massenbeschleunigung, zweitens von der Zeitdauer der Reizung und drittens von dem Neigungswinkel gegen die Ruhelage. Bei den eigentlichen geotropischen Bewegungen im engeren Sinne des Wortes kommt die Intensität der Massenbeschleunigung als Variable nicht in Betracht. Findet also infolge von einander genau entgegengerichteten Reizungen in beliebigen Ablenkungswinkeln aus der Normalstellung eine geotropische Krümmung statt, so kann sie bei gleicher Zeitdauer der entgegengerichteten Reizungen nur durch eine verschiedene Größe der Ablenkungswinkel, oder bei gleichen Ablenkungswinkeln nur durch die verschiedene Zeitdauer der Reizungen bedingt sein. Tritt dagegen infolge einander entgegengerichteter Reizungen eine geotropische Krümmung nicht ein, so müssen bei gleicher Zeitdauer der Reizungen die Ablenkungswinkel gleich, bei ungleicher Reizdauer aber ungleich sein; und zwar werden die Winkel um so größer sein müssen, je kleiner die Zeitdauer der Reizungen bemessen werden und umgekehrt. Die Reaktion wird natürlich nur dann völlig unterbleiben, wenn die Größen der Ablenkungswinkel und die Expositionszeiten in einem ganz bestimmten Verhältnisse zueinander stehen, d. h. umgekehrt proportional sind. Das Ver-

hältnis der Expositionszeiten, das sich für verschiedene Winkel experimentell ermitteln läßt, gibt ein Maß für das relative Verhältnis der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln. Experimentell entscheiden läßt sich ferner, ob dieses Verhältnis der Expositionszeiten für zwei bestimmte Ablenkungswinkel mit der Variation einer der Expositionszeiten konstant bleibt. Wäre das so, dann hätten wir in dem einmal experimentell ermittelten Verhältnisse der Expositionszeiten ein allgemeines Maß für das relative Verhältnis der geotropischen Erregungen.

Ich wende mich nun zu meinen Versuchen. Sie wurden mit meinem intermittierenden Klinostaten ausgeführt. An ihm läßt sich das Verhältnis der Expositionszeiten sehr leicht durch Verstellung der „Zeitscheiben" in weiten Grenzen beliebig verändern. Die gewünschten Stellungen wurden, wie bisher, an der horizontalen Achse des Klinostaten in der zu ihr senkrechten Ebene kombiniert. Diese Versuchsanordnung hatte wieder zur Folge, daß die Pflanzen in der einen der beiden Stellungen eine äußerst kurze Zeit weniger lange verweilten, als es durch das Verhältnis der Expositionszeiten angegeben wird. Welche Stellung in diesem Sinne zur bevorzugten gemacht wird, steht ganz im Belieben des Experimentators. Ich habe bald die eine, bald die andere begünstigt, ohne untereinander verschiedene Erfolge erzielen zu können. Im übrigen kann man mit der Horizontalen sowohl diejenigen Ablenkungswinkel aus der Ruhelage vergleichen, die kleiner sind als 90°, wie auch die, die größer sind. Erstere Versuchsanordnung ist vorzuziehen. Bei den Versuchen der letzteren Art wirken nämlich die Nutationen störend, die manche Versuchsobjekte auszuführen pflegen, und zwar ebenso sehr, wenn die Nutationskrümmungen in der Richtung der Reizungen erfolgen, wie wenn sie mehr oder weniger senkrecht dazu eintreten. Im ersteren Falle kommen ja an den betreffenden nutierenden Pflanzen nicht mehr die gewünschten Ablenkungswinkel zur Vergleichung, sondern neue, in denen die Erregungen voraussichtlich in ganz anderem Verhältnisse stehen. Treten die Nutationen rechtwinklig zur Reizrichtung ein, so wird durch die Nutation Gelegenheit zu geotropischen Krümmungen gegeben, durch welche einzelne Versuchspflanzen oft in sehr bedeutendem Maße rechtwinklig zur Reizrichtung gekrümmt werden. Diese Schwierigkeiten würden übrigens auch dann in gleicher Weise eintreten, wenn die Stellungen nicht an der horizontalen, sondern an der schräg ge-

stellten Klinostatenachse kombiniert würden. Mit der Reizung wurde meist in derjenigen Stellung begonnen, die sich durch meine früheren Versuche als weniger günstig erwiesen hatte. Ein Anhaltspunkt für meine Klinostatenversuche war durch einen Vorversuch gegeben, in dem beim Umlegen mit der Hand (vgl. Versuch 36, p. 262) an den Hypokotylen von *Helianthus annuus* bei der Kombination der Stellungen $\pm 0^0$ und -45^0 die Krümmung annähernd dann unterblieben war, wenn sich die Expositionszeiten verhielten wie 2 : 3 (für die Dauer der Einzelreizungen von 10 Minuten in der Lage $\pm 0^0$).

Ich will meine Versuche der Übersichtlichkeit halber in Tabellenform mitteilen. Am Kopfe derselben ist das Verhältnis der Expositionszeiten angegeben, links an der Seite vermerkt ist die jeweilige Umdrehungsgeschwindigkeit der Zeitscheiben. In den einzelnen Kolumnen ist angegeben, ob eine Krümmung (k) bei der Mehrzahl der Versuchspflanzen eingetreten ist und in welchem Sinne (entweder $+0^0$ oder -45^0), in Klammern dahinter die Zeit, die zwischen Versuchsbeginn und Anfang der Krümmung verstrich. Die Größe der Versuchspflanzen, sowie andere Hinweise sind in Anmerkungen beigefügt. Die Temperatur betrug bei allen Versuchen 23—28 ^{0}. Die Hauptnutationsebene der Keimlinge wurde stets senkrecht zu der Rotationsebene orientiert.

Tabelle 5.

Je vier Epikotyle von *Vicia Faba*. [Versuche 92—112]
Kombination der Winkel $\pm 0^0$, -45^0.

	12 : 12 (1 : 1)	11 : 13 (0,846 : 1)	10 : 14 (0,714 : 1)	9 : 15 (0,6 : 1)	8 : 16 (0,5 : 1)
26′	k ± 0° (2 h) [92]	k ± 0° (6 h) [93]	gerade (14 h) [94]	k — 45° (4 h) [96]	k — 45° (2 h 30′) [97]
			gerade (17 h) [95]		
13′	k ± 0° (2 h 30′) [98]	k ± 0° (2 h 30′) [100]	gerade (16 h) [103]	k — 45° (8 h 30) [105]	k — 45° (3 h 45′) [107]
	k ± 0° (2 h 20′) [99]	k ± 0° (3 h) [101]	gerade (12 h) [104]	k — 45° (4 h) [106]	
		k ± 0° (2 h 10′) [102]			
2′ 10″	k ± 0° (2 h 30′) [108]	k ± 0° (3 h) [109]	gerade (8 h) [110]	k — 45° (2 h 30′) [111]	k — 45° (2 h 30′) [112]

92) Epikotyle 1 cm lang. 93) 3—4 cm. 94) 1—3 cm. 95) 5—6 cm. Bei Abschluß des Versuches waren 2 Keimlinge spurenweise im Sinne der Horizontalen gekrümmt, 2 ganz gerade. 96) 3—4 cm. 97) 4 cm. 98) 3—5 cm. 99) 2 cm. 100) 2—4 cm. 101) 2—3 cm. 102) 2—5 cm. 103) 3—4 cm. 104) 2—4 cm. 105) 3—5 cm. Am Schlusse des Versuches war ein Epikotyl im Sinne der Lage ± 0° gekrümmt, dagegen 3, wenn auch schwach, im Sinne der Lage — 45°. 106) 2—5 cm. 107) 3—4 cm. 108) 2—4 cm. 109) 3—5 cm. 110) 2—4 cm. 111) 2—5 cm. 112) 8—10 cm.

Tabelle 6.

Hypokotyle von *Helianthus annuus*. [Versuche 113—135]

Kombination der Winkel ± 0°, — 45°.

	12 : 12 (1 : 1)	11 : 13 (0,846 : 1)	10 : 14 (0,714 : 1)	9 : 15 (0,6 : 1)	8 : 16 (0,5 : 1)
26′	k ± 0° (1 h 30′) [113]	k ± 0° (2 h) [114]	gerade (9 h) [115]	gerade (8 h) [116]	k — 45° [117]
13′	k ± 0° (1 h 20′) [118]	k ± 0° (1 h 45′) [120]	gerade (5 h) [124]	k — 45° (2 h 15′) [126]	k — 45° (1 h 50′) [129]
	k ± 0° (1 h 30′) [119]	gerade (3 h) [121]	gerade (20 h) [125]	gerade (18 h) [127]	
		k ± 0° (2 h) [122]		gerade (5 h) [128]	
		k ± 0° (2 h) [123]			
2′ 10″	k ± 0° (1 h 30′) [130]	k ± 0° (3 h) [131]	gerade (4 h 50′) [133]	k — 45° (1 h 15′) [134]	k — 45° (1 h 45′) [135]
		gerade (5 h) [132]			

113) Keimlinge 4—6 cm lang. 114) 2—5 cm. 115) 1—3 cm. 116) 1—3 cm. Am Schlusse des Versuches waren 6 Keimlinge gerade, 1 im Sinne ± 0°, 1 im Sinne — 45°, 1 rechtwinklig dazu gekrümmt. 117) 2—4 cm; da der Versuch die Nacht hindurch dauerte, so konnte ich den Beginn der Krümmung nicht ermitteln. 118) 0,5—1,5 cm. 119) 1—3 cm. 120) 1—3 cm. 121) 2—4 cm. 122) 2—3 cm. 4½ Stunden nach Versuchsbeginn waren von 20 Keimlingen 18 im Sinne der Lage ± 0° gekrümmt. 123) 1—2,5 cm. 124) 2—4 cm. Am Ende des Versuches waren alle Keimlinge, allerdings nur wenig, im Sinne der Lage — 45° gekrümmt. 125) 2—5 cm. 126) 1—3 cm. 127) 2—4 cm. Am Schlusse des Versuches waren 4 Keimlinge im Sinne der Lage ± 0°, 5 im Sinne der Lage — 45°, 3 rechtwinklig dazu gekrümmt, 1 gerade. 128) 3—5 cm. 129) 3—4 cm. 130) 1—2 cm. 131) 1—3 cm. 132) 3—6 cm. 133) 2—3 cm. 134) 2—4 cm. 135) 1—2 cm.

Tabelle 7.

Je 4 Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*. [Versuche 136—149]
Kombination der Winkel ± 0°, — 45°.

	12 : 12 (1 : 1)	11 : 13 (0,846 : 1)	10 : 14 (0,714 : 1)	9 : 15 (0,6 : 1)	8 : 16 (0,5 : 1)
26′	k ± 0° (1 h 45′) [136]	3 Epikotyle k ± 0°, 1 Epikotyl gerade (12 h) [137] gerade (16 h) [138] k ± 0° (2 h) (139)	gerade (6 h) [140]	gerade (18 h) [141]	k — 45° (3 h) [142]
13′	k ± 0° (1 h 20′) [143] k ± 0° (1 h 15′) [144]	k ± 0° (1 h 15′) [145]	gerade (6 h) [146] fast gerade, spurenweise k ± 0° (5 h) [147]	gerade (5 h) [148]	k — 45° (1 h 15′) [149]

136) Epikotyle 4—10 cm. 137) 3—6 cm. 138) 6—8 cm. 139) 3—5 cm. 140) 5 cm. 141) 2—4 cm. 142) 3—5 cm. 143) 2—3 cm. 144) 1—3 cm. 145) 7—8 cm. 146) 5—6 cm. 147) 4—6 cm. 5 Stunden nach Beginn des Versuches waren die Epikotyle sämtlich, aber nur andeutungsweise im Sinne der Lage ± 0° gekrümmt. 148) 8—9 cm. 149) 5—7 cm.

Wenn man diese Tabellen überblickt, so sieht man, daß bei der Kombination der Stellungen ± 0° und — 45° an den Hypokotylen von *Helianthus annuus*, sowie an den Epikotylen von *Vicia Faba* und *Phaseolus* die geotropische Krümmung dann ausbleibt, wenn sich die Expositionszeiten verhalten wie 10 : 14. Ganz gleichgültig ist es dabei, welche absolute Größe die Expositionszeiten besitzen, wenigstens unterhalb der oberen Grenze, die durch die Konstruktion meines Apparates gegeben war, d. h. 26 Minuten. Verhalten sich die Expositionszeiten wie 10 : 14, so bleiben die geotropischen Krümmungen fast stets völlig aus, auch bei tagelanger Dauer der Versuche. Aber auch für größere Expositionszeiten, als ich mit meinem intermittierenden Klinostaten anwenden konnte, gilt dasselbe: so blieb z. B. in mehreren Versuchen mit *Vicia Faba*-Epikotylen (Temp. 25°) eine Krümmung aus, als die Expositionszeiten in der Horizontalen 42 Minuten oder 60 Minuten, in der Stellung — 45° 60 Minuten oder 84 Minuten betrugen. Die Exposition wurde in diesen Versuchen begonnen

in der Lage — 45°. Es trat entsprechend der erstmaligen Exposition zunächst eine Krümmung im Sinne dieser Stellung ein, die nach einiger Zeit völlig zurückging. Die Epikotyle blieben alsdann dauernd gerade. Das Umlegen geschah mit der Hand.

Verhalten sich die Expositionszeiten wie 11 : 13 oder 9 : 15, so bleiben die Versuchspflanzen der verschiedenen Kulturen entweder auch noch gerade oder (vgl. Tab. 6 *Helianthus* und Tab. 7 *Phaseolus*) krümmen sich; im ersteren Falle im Sinne der Lage ± 0°, im letzteren im Sinne der Lage — 45°. Da, wo die Krümmungen ausbleiben, hat das weniger seinen Grund darin, daß für die betreffenden Kulturen das Verhältnis der Expositionszeiten, bei dem der geotropische Effekt unterbleibt, nach 11 : 13, bezw. 9 : 15 verschoben ist, als vielmehr darin, daß die betreffenden Kulturen weniger empfindlich sind als andere. Wenigstens habe ich verschiedentlich beobachtet, daß die Reaktion an Pflanzen einund derselben Kultur nicht nur dann unterbleibt, wenn sich die Expositionszeiten verhalten wie 11 : 13, sondern auch beim Verhältnis 10 : 14 und 9 : 15. Auch andere, später mitzuteilende Tatsachen weisen mit Sicherheit darauf hin, daß die Empfindlichkeit der Keimlinge von *Helianthus* und *Phaseolus* in den verschiedenen Kulturen größeren Schwankungen unterworfen ist. Die Ursachen dafür habe ich freilich bisher nicht zu ermitteln vermocht. Im allgemeinen pflegen ganz jugendliche Keimlinge weniger ausgesprochen zu reagieren als etwas ältere. Doch lehrt ein Blick auf meine Tabellen, daß in diesen Altersunterschieden allein nicht die Ursache gelegen sein kann. Solchen Verschiedenheiten weit weniger unterworfen sind die Epikotyle von *Vicia Faba*. Dementsprechend habe ich keine Kultur gefunden, deren Pflanzen bei dem Verhältnisse der Expositionszeiten 11 : 13 und 9 : 15 keine Krümmungen ausgeführt hätten. Demnach ist auch bei *Helianthus* und *Phaseolus* das Verhältnis 10 : 14 derjenige Mittelwert, bei dem die Krümmungen der Keimlinge ausbleiben.

Das Verhältnis der Expositionszeiten 10 : 14 (= 0,71 : 1) entspricht nun mit großer Genauigkeit umgekehrt, das Verhältnis der Erregungen aber direkt demjenigen Verhältnisse, in dem die Sinus der entsprechenden Ablenkungswinkel aus der Ruhelage (45°, 90°) zueinander stehen: sin 45° verhält sich zu sin 90° wie 0,707 : 1. Sonach hat wenigstens für die Stellungen ± 0° (= 90° Ablenkung aus der Ruhelage) und — 45° die auf nicht zwingenden theoretischen Betrachtungen beruhende Vermutung von Sachs eine experimentelle

Bestätigung gefunden. Und damit ist zugleich erwiesen, um wieviel günstiger die Horizontale bezüglich der geotropischen Erregungen ist als die Lage — 45°. Da sich, wie aus früher mitgeteilten Versuchen ersichtlich ist, die Erregungen in den Stellungen — 45° und + 45° nicht wesentlich unterscheiden, so ist man ohne besondere Versuche berechtigt, zu sagen, daß sich auch die geotropischen Erregungen in den Winkeln ± 0° und + 45° wie die Sinus dieser Winkel verhalten. Gleichwohl wurde die Gleichwertigkeit der Lagen + 45° und — 45° durch einige Versuche mit Kombination der Winkel ± 0° und + 45° nochmals erwiesen.

Es ist anzunehmen, daß diese Gesetzmäßigkeit wenigstens für alle diejenigen parallelotropen Organe Gültigkeit besitzt, bei denen ich früher durch eingehende Versuche die Horizontale als die optimale Reizlage erwiesen hatte. Besondere Versuche habe ich darüber aber, auch mit Wurzeln, nicht angestellt.

Ist nun aber diese experimentell erwiesene Tatsache ganz allgemein gültig für alle Ablenkungswinkel aus der Ruhelage? Diese Frage bedurfte natürlich noch einer besonderen experimentellen Untersuchung. Es ist ja durchaus nicht einzusehen, warum es notwendig sein sollte, daß die Erregungen eines geotropischen Organes für alle Stellungen einfach proportional seien den Sinus der Ablenkungswinkel: sie könnten vielmehr schneller oder langsamer abnehmen als diese Werte. Darauf hatte ja auch Sachs schon hingewiesen. Um diese Frage zu entscheiden, habe ich die Epikotyle von *Vicia Faba* ausgewählt, da sie die geringsten Schwankungen in der geotropischen Empfindlichkeit zeigten und weil bei ihnen die Nutationen nicht störend wirkten. In Anwendung kam bei allen Versuchen eine Rotationsgeschwindigkeit von 12 Minuten. Ich habe mich darauf beschränkt, das Verhältnis der Erregungen noch für 2 Winkel zu bestimmen, von denen der eine kleiner, der andere größer ist als 45°, einmal nämlich für den Winkel — 75° (d. h. 15° Ablenkung von der inversen Ruhelage) und dann für den Winkel — 30° (d. h. 60° Ablenkung aus der inversen Ruhelage). Ich teile auch diese Versuche wieder in Tabellenform mit[1]).

---

1) Natürlich wäre es zweckmäßiger gewesen, statt der Winkel — 75° und — 30° die Winkel + 75° und + 30° zu wählen, vgl. p. 275.

Tabelle 8.

Je 4 Epikotyle von *Vicia Faba*. [Versuche 150—160]
Kombination der Winkel ± 0°, — 30°.

	48 : 52 (0,923 : 1)	47 : 53 (0,887 : 1)	46 : 54 (0,852 : 1)	11 : 13 (0,846 : 1)	10 : 14 (0,714 : 1)
12′	± 0° (3 h) [150] ± 0° (2 h 30′) [151] ± 0° (3 h) [152]	gerade (8 h 30′) [153] ± 0° bei 2 Epikotyl., gerade bei 2 Epikotyl. (4 h) [154] ± 0° bei 2 Epikotyl., gerade bei 2 Epikotyl. (4 h) [155]	— 30° (6 h) [156] — 30° (5 h) [157]	— 30° (5 h) [158] — 30° (3 h 30′) [159]	— 30° (3 h) [160]

150) Epikotyle 2—5 cm lang. 151) 2—4 cm. 152) 2—3 cm. 153) 2—3 cm. 154) 3—5 cm. 155) 1,5—3 cm. 156) 1,5—2 cm. 157) 2—3 cm. 158) 3—4 cm. 159) 3—4 cm. 160) 3—4 cm.

Tabelle 9.

Je 4 Epikotyle von *Vicia Faba*. [Versuche 161—166]
Kombination der Winkel ± 0°, — 75°.

	6 : 18 (0,33 : 1)	5 : 19 (0,269 : 1)	4 : 20 (0,2 : 1)	3 : 21 (0,143 : 1)	
12′	± 0° (2 h) [161]	± 0° (2 h) [162] ± 0° (3 h) [163]	gerade (7 h) [164] gerade (6 h) [165]	— 75° (2 h) [166]	

161) Epikotyle 2—5 cm. 162) 2—3 cm. 163) 2 cm. 164) 2—3 cm. 165) 3—6 cm. 166) 2—3 cm.

Die Tabelle 8 lehrt, daß die geotropische Krümmung bei der Kombination der Stellungen ± 0° und — 30° noch dann im Sinne der Lage — 30° eintritt, wenn sich die Expositionszeiten verhalten wie 46 : 54 und daß ein Teil der Epikotyle (wohl die empfindlichsten) sich noch im Sinne der Lage ± 0° krümmt, wenn sich die Expositionszeiten verhalten wie 47 : 53. Die Krümmung würde also ganz unterbleiben, wenn man einen Wert, der zwischen diesen Verhältniszahlen gelegen ist, auswählen könnte. Leider war mir dies mit dem — älteren — Modelle meines intermittierenden Apparates, mit dem ich alle meine Versuche angestellt hatte, nicht möglich. Vorläufig scheint es mir berechtigt, den Mittelwert

zwischen diesen Zahlen, d. h. 0,869 : 1, als denjenigen anzusehen, bei dem die geotropische Krümmung ausbleibt. Bei der Kombination der Stellungen $\pm 0^0$ und -75^0 unterbleibt die geotropische Reaktion, wie Tabelle 9 zeigt, wenn sich die Expositionszeiten verhalten wie 4 : 20.

Der Übersichtlichkeit halber wird es sich nun empfehlen, die Ergebnisse meiner Beobachtungen an *Vicia Faba*, die durch weitere, eingehendere Versuche wohl kaum eine wesentliche Änderung erfahren dürften, mit den Sinusverhältnissen der Ablenkungswinkel zusammenzustellen.

Tabelle 10.

Kombinierte Ablenkungswinkel aus der Ruhelage	90°, 90°	60°, 90°	45°, 90°	30°, 90°[1]	15°, 90°	0°, 90°
Sinusverhältnisse der Ablenkungswinkel . . .	1 : 1	0,866 : 1	0,707 : 1	0,5 : 1	0,259 : 1	0 : 1
Verhältnisse der Erregungen abgeleitet aus den empirisch ermittelten Verhältnissen d. Expositionszeiten	1 : 1	0,869 : 1	0,714 : 1	0,5 : 1	0,2 : 1	
Differenz	0	+ 0,003	+ 0,007	+ 0	— 0,059	

Man sieht aus dieser Zusammenstellung, mit welcher überraschenden Genauigkeit die empirisch ermittelten Expositionszeiten umgekehrt, und damit die geotropischen Erregungen für die Stellungen 60°, 90° und 45°, 90° direkt dem Sinusverhältnisse der Ablenkungswinkel proportional sind.

Ich möchte nicht verfehlen, hier ausdrücklich darauf aufmerksam zu machen, daß meine Methode zur Ermittlung des Verhältnisses der geotropischen Erregungen mit einem Fehler behaftet ist, der bisher nicht beachtet wurde. Es wurde nämlich bisher keine Rücksicht darauf genommen, daß die Erregungen in den Ruhepausen zwischen den Einzelreizungen möglicherweise zum Teil wieder abklingen. Der daraus entstehende Fehler würde natürlich bei solchen Versuchen besonders groß sein, bei denen zwei sehr ungleiche Stellungen miteinander verglichen werden, weil alsdann die eine Expositionszeit sehr viel kleiner gewählt werden muß als die andere, damit die Krümmung ausbleibt; und zwar wird er sich geltend machen zuungunsten desjenigen Winkels, der am wenigsten

1) Nach einigen nachträglich ausgeführten Versuchen, die allerdings nur orientierenden Wert haben.

von der Horizontalen abweicht. Man wird also in einer solchen Stellung etwas länger exponieren müssen, als es nötig sein würde, wenn die Erregungen in den Ruhepausen nicht abklängen. Wäre dieser Fehler von Bedeutung, so würden die empirisch ermittelten Verhältniszahlen der Expositionszeiten nicht ganz genau denjenigen für die Erregungen entsprechen. Das Verhältnis der Erregungen würde sonach voraussichtlich für die Winkel 60°, 90° und 45°, 90° noch genauer mit dem Verhältnisse der Sinus übereinstimmen, als es meine Tabelle angibt, von 45° ab aber im Vergleiche mit den Sinuswerten der Winkel noch schneller als in meiner Tabelle abnehmen.

Es fragt sich nun, ob dieser Fehler wirklich so groß ist, daß er berücksichtigt werden muß. Zunächst habe ich durch anderweitige Erfahrungen, die später mitgeteilt werden sollen, Grund zu der Annahme, daß dies nicht der Fall ist, wenigstens nicht für Winkel zwischen 45° und der Horizontalen. Sodann gibt es aber auch, wie ich erst beim Abschlusse meiner Arbeit erkannt habe, eine Methode, die eine ziemlich genaue Einsicht in seine Größe gestatten wird. Bei allen Versuchen, über die bisher berichtet wurde, habe ich das Verhältnis der Expositionszeiten bestimmt durch die Kombination verschiedener Ablenkungswinkel mit der optimalen Reizlage. Selbstverständlich ist es aber ebenso möglich, das Verhältnis der Expositionszeiten durch die Kombination der verschiedenen Ablenkungswinkel untereinander ohne Berücksichtigung der Horizontalen zu ermitteln. Ein Vergleich der Zahlen wird eine Beurteilung des Fehlers, der durch ein teilweises Abklingen der Erregungen in den Ruhepausen bedingt wird, mit hinreichender Genauigkeit erlauben. So fand ich z. B. durch Kombination des Ablenkungswinkels 30° mit dem Winkel 90° als Verhältnis der Expositionszeiten, bei dem die Krümmung ausbleibt, 1 : 0,5, durch Kombination von 15° und 90° 1 : 0,2. Käme nun das Abklingen der Erregungen nicht in Betracht, so müßte bei Kombination von 15° und 30° das Verhältnis für die Expositionszeiten, bei dem keine Krümmung eintritt, 5 : 2 sein. Bei einigen solchen Versuchen erfolgte nun eine geringe Krümmung im Sinne der Stellung 15°, wenn sich die Expositionszeiten verhielten wie 17 : 7, eine geringe Krümmung im Sinne der Stellung 30°, wenn sie sich verhielten wie 16 : 8. Man wird also annehmen können, daß bei dem Verhältnisse 16,5 : 7,5 die Reaktion ausbleiben würde. 16,5 : 7,5 verhält sich aber wie 5 : 2,3; wie man

sieht, ist der Unterschied nicht allzu groß gegenüber dem Werte 5 : 2. Wollte man sich aber in die genaue Größe des Fehlers eine Einsicht verschaffen, so müßte man sehr viele verschiedene Winkel miteinander kombinieren und die empirisch ermittelten Verhältniszahlen miteinander vergleichen. Dazu war aber die Teilung der Zeitscheiben an dem ursprünglichen Modelle meines intermittierenden Klinostaten nicht weitgehend genug, weshalb ich die weitere Verfolgung dieser Fragestellung, die eine sehr große Zahl mit vieler Umsicht ausgeführter Versuche erfordern würde, habe vorläufig aufgeben müssen.

Sieht man also von diesem Fehler ab, so kann man sagen, daß sich nach meinen Untersuchungen bei *Vicia Faba* die Erregungen ganz allgemein annähernd, wenn auch nicht ganz genau, wie die Sinus der Ablenkungswinkel aus der Ruhelage verhalten. Aller Voraussicht nach dürfte sich dieser Satz auch für die Hypokotyle von *Helianthus* und die Epikotyle von *Phaseolus* als richtig erweisen lassen, wie überhaupt für alle die anderen parallelotropen Organe, die im vorigen Abschnitte zu meinen Versuchen gedient haben[1]). Damit ist wohl nochmals die Ansicht exakt widerlegt, daß die Horizontale nicht die optimale Reizlage der orthotropen Organe sei.

Es ist wahrscheinlich, daß das Verhältnis der Erregungen für zwei Winkel konstant bleibt bei der Variation der allgemeinen Außenbedingungen. Doch läßt sich dies ohne besondere Versuche nicht mit Bestimmtheit behaupten.

Der Satz, daß sich die geotropischen Erregungen wie die Sinus der Ablenkungswinkel verhalten, erlaubt uns nun, mit hinreichender Genauigkeit die relative Größe der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln anzugeben: Setzen wir die geotropische Erregung, die bei Horizontallage eines parallelotropen Organes in der Zeiteinheit erfolgt, gleich E, so ist sie für einen beliebigen Winkel x in der Zeiteinheit annähernd $E \sin x$. Nimmt die Intensität der geotropischen Erregung in der Horizontalen während des Ablaufes der zweiten, dritten usw. Zeiteinheit

---

1) Freilich glaube ich nicht, daß viele Objekte zu einer sehr genauen Ermittlung des Verhältnisses der Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln so geeignet sein werden wie die Epikotyle von *Vicia Faba*. Bei anderen Objekten — Epikotylen, Hypokotylen und Wurzeln — dürften die Schwankungen in der geotropischen Empfindlichkeit sowie die Nutationen, bei den Grashalmen wohl auch der späte Eintritt der Reaktion störend wirken.

ab oder zu um die Werte a, b usw., was wir nicht wissen, so nimmt die Intensität der Erregung für den Winkel x ab oder zu um $a \cdot \sin x$, $b \cdot \sin x$ usw. Das ist aus der Tatsache zu entnehmen, daß sich unser Satz für alle Umdrehungsgeschwindigkeiten der Achse des intermittierenden Apparates als gültig erwiesen hat. Damit wird natürlich, wie ausdrücklich hervorgehoben sein mag, nichts über die absolute Größe der geotropischen Erregung ausgesagt.

Abschnitt IV.

Die Geoperzeption am Klinostaten.

Wenn man in der Literatur über eine wissenschaftliche Frage Meinungsverschiedenheiten oder Unklarheiten findet, so ist dies stets der beste Beweis dafür, daß man noch nicht über die Tatsachen verfügt, die zu einer endgültigen Lösung des Problems notwendig sind. So steht es auch mit der Frage nach der minimalen Zeitdauer, die vom Beginne der Einwirkung des Schwerereizes bis zum Beginne der Perzeption, d. h. dazu erforderlich ist, damit eine Pflanze eine Ablenkung aus der normalen Ruhelage empfindet. Diese minimale Zeitdauer will ich als die Perzeptionszeit bezeichnen. Wie wenig man über diese Zeit weiß, kann man daraus ersehen, daß noch vor garnicht allzu langer Zeit ein Forscher, der sich sehr eingehend gerade von reizphysiologischen Gesichtspunkten aus mit geotropischen Problemen beschäftigt hat, die Perzeptionszeit gleich gesetzt hat der Präsentationszeit, d. h. der minimalen Zeitdauer, die ein Reizanlaß auf eine Pflanze einwirken muß, um gerade noch eine sichtbare Reaktion auszulösen (vgl. Czapek 898, p. 181 u. ff.). Einen noch schlagenderen Beweis dafür liefert vielleicht die Behandlung, welche die Klinostatenfrage bis jetzt gefunden hat. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, eine Geschichte der Klinostaten„theorien“ zu schreiben. Ich möchte nur das Allerwesentlichste hervorheben, um zu beleuchten, auf wie unsicherem Boden man sich bisher bei der Behandlung dieses Problems vielfach bewegt hat.

Gelegentliche Äußerungen über die Vorgänge bei der Klinostatendrehung findet man, aber ohne nähere Begründung, in zahlreichen Arbeiten. Oft heißt es: die geotropischen Krümmungen werden am Klinostaten ausgeschlossen; vielfach findet man aber

auch die Angabe, daß bei der gleichmäßigen Drehung am Klinostaten die „Wirkung der Schwerkraft“ aufgehoben sei. Doch läßt man es dann meist unklar, ob man die Aufhebung der Schwerewirkung auf die geotropische Reaktion oder auf die Perzeption des Schwerereizes bezogen wissen will. Deutlich hat Czapek in seiner vorhin schon erwähnten Arbeit seinen Standpunkt ausgesprochen. Er sagt (p. 188): „Aus der Thatsache, daß zur Wahrnehmung eines Reizes eine Einwirkungsdauer von bestimmter Länge [eben die Präsentationszeit, vgl. ebda. p. 183] nothwendig ist, folgt unmittelbar, daß behufs Eliminirung jeder Reizkrümmung durch Anwendung des Klinostaten die Rotation so rasch vor sich geht, daß keine Stellung der Pflanze so lange innegehalten wird, als die Präsentationszeit währt.“ „Jeder Rotationsquadrant muß in einer kleineren Zeit, als die Präsentationszeit beträgt, durchlaufen werden, falls eine Reizkrümmung sicher vermieden werden soll.“ „Die Pflanze hat dabei nicht die Zeit, jede Lage getrennt wahrzunehmen und es unterbleibt jede geotropische Reaction.“ Dieser Standpunkt Czapeks ist wohl derjenige der meisten Autoren.

Das Verdienst, seit Jahren wiederholt und mit Nachdruck eine andere Anschauung vertreten zu haben, gebührt Noll. Es war dies diejenige von Sachs, wonach am Klinostaten wohl die geotropischen und heliotropischen Krümmungen der parallelotropen Organe ausgeschlossen würden, nicht dagegen die Wirkung der Schwere und des Lichtes als solcher. Sachs hatte diese Auffassung, der sich übrigens auch Pfeffer angeschlossen hat (vgl. zB. 904, p. 566 ff.), wohl durch einige Versuche Dutrochets gewonnen, die weiterhin noch mitgeteilt werden sollen. Inzwischen waren von Wiesner (882, p. 23 ff.) und von Ch. Darwin (881, p. 390) die Effekte einer intermittierenden Lichtreizung aufgehellt worden. Mit einem Hinweis auf diese Beobachtungen äußert sich Noll in seiner „Heterogenen Induktion“ folgendermaßen (892, p. 35): „Unterbrochene und regelmäßig wiederholte Reize, wie sie am Klinostat eintreten, gehen also wohl nicht spurlos verloren, sondern können mit Hilfe der Nachwirkungen sehr ansehnliche Wirkungen hervorrufen. Ist das Organ radiär gebaut, seine Reaktionsfähigkeit nach allen Seiten gleich, dann muß natürlich bei langsamer Drehung jede einseitige Reaktion ausbleiben. Wohl aber kann unter diesen Umständen eine allseitige Reaktion sich geltend machen.“ Ist ein Organ dagegen dorsiventral, also sein Reaktionsvermögen nicht nach allen Seiten gleich, so schienen

ihm im Anschlusse an Sachs die Bedingungen für eine geotropische Krümmung zweifellos gegeben. — Einen exakten Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht erbrachte Noll damals aber nicht. Es ist doch eben eine große Frage, ob die Erfahrungen, die für das Licht durch Intermittenz seiner Einwirkung gewonnen worden sind, ohne weiteres auf die Schwerkraft, einen Reizanlaß, der sicherlich in ganz anderer Weise wie das Licht perzipiert wird, übertragen werden dürfen! Und Versuche mit dorsiventralen Organen (vgl. zB. auch Noll 893, p. 357 ff.) sind auch dann sehr wenig beweiskräftig, wenn aus ihnen hervorgeht, daß eine am Klinostaten sich einstellende Krümmung von der Schwerkraft abhängig ist; wenigstens so lange als nicht bewiesen ist, daß eine solche Krümmung nicht eine geonastische ist, dadurch hervorgerufen, daß die normale Gleichgewichtslage am Klinostaten aufgehoben ist. Eingehender hat Noll dann später nochmals, und zwar im Anschlusse an eine inzwischen erschienene Abhandlung von Czapek (898), seinen Standpunkt in der Klinostatenfrage verteidigt (900, p. 459 ff.). Nun vermochte er sich auch auf intermittierende geotropische Reizversuche zu stützen, die er selbst angestellt hatte. Eine geotropische Krümmung trat nach etwa drei Stunden an Senfkeimlingen ein, die fortgesetzt je 5 Minuten in die Horizontallage, je 25 Min. in die normale Ruhelage gebracht wurden. Freilich waren, wie Noll selbst betont, in diesen Versuchen nicht genau dieselben Verhältnisse wie am Klinostaten gegeben. Abgesehen von diesen Versuchen weist Noll auch auf die bekannten Beobachtungen Elfvings hin, wonach Grasknoten bei der Rotation am Klinostaten ihr Wachstum wieder aufnehmen. Aus dieser Tatsache soll ersichtlich sein, „daß geotropische Impulse unter den gegebenen Umständen thatsächlich und zwar allseitig zur Wirkung kommen“ (p. 460). Die Wiederaufnahme des Wachstums könnte aber sehr wohl auch eine Folge davon sein, daß die einseitige Schwerewirkung in der Ruhelage, der „parallelotrope Einfluß der Schwerkraft“ (vgl. Pfeffer 904, p. 631), durch die Rotation aufgehoben wurde. So faßt zB. Pfeffer neuerdings (904, p. 126 ff.) den Vorgang auf[1]). Ähnliches ließe sich über die ringförmige Ausbildung des „Stemmorgans“ bei den Cucurbitaceenkeimlingen am Klinostaten sagen, die Noll ebenfalls als Beweis für die allseitige Schwerewirkung bei der Rotation anführt (vgl. dazu auch Jost, Botan. Zeitung, Bd. 59, 1901, p. 382 ff.)[1]).

1) Die Gegenbemerkungen von Noll (902, p. 413) sind nicht überzeugend.

Die Einwände von Noll haben dann Czapek veranlaßt, seine Ansichten in der Klinostatenfrage etwas abzuändern (901, p. 128 ff.). Er äußerte sich nun folgendermaßen: „Ich habe dargelegt (Weitere Beiträge, p. 188), daß bei hinreichend kurzer Umdrehungsdauer des Apparates das rotierende Organ so rasch seine Flankenorientierung wechselt, daß keine Reizperception zu Stande kommen kann. Noll hat aber mit Recht betont, daß bei längerer Dauer des Versuches auch die Wirkung kurzer, intermittirender Schwerkraftreize sich äußern müsse. Ich möchte hierzu nur bemerken, daß sich diese Wirkungen intermittirender Reizung erst nach längerer Zeit äußern können, wie ja auch in den Versuchen Nolls selbst der Reizerfolg erst nach 2—3 Stunden erzielbar war. Jedenfalls ist nicht nur während der ersten Umdrehung der Klinostatenachse eine Wirkung intermittirender Reize ausgeschlossen, sondern eine solche tritt erst spät und allmählich ein .... Doch halte ich die Thatsache, daß Wurzeln und Sprosse auf dem Klinostaten keine meßbare Alteration ihres Längenwachsthums auf dem Klinostaten zeigen, für ein gewichtiges Argument gegen die Annahme einer einseitigen Geltung der Auffassung von Noll über das Verhalten geotropisch gereizter Organe auf dem Klinostaten.“ Eine Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit am Klinostaten würde aber ebensowenig für die Nollsche Auffassung der Klinostatenwirkung sprechen können. Dies wird aus meinen Bemerkungen, die ich bei Besprechung der Grasknoten gemacht habe, wohl ersichtlich sein.

Später hat dann Czapek (902, p. 468) die bei der Rotation am Klinostaten erfolgende Vermehrung des Gehaltes der Wurzelspitze an Homogentisinsäure als Beweis für die Sachs-Nollsche Ansicht in der Klinostatenfrage angeführt. Ich meine, auch diese überaus interessante Tatsache läßt nach dem, was wir darüber bisher von Czapek erfahren haben, recht verschiedene Deutungen zu. Zudem ist die Vermehrung des Homogentisinsäuregehaltes, wie Czapek gezeigt hat, nicht eine spezifische Folge gerade der Schwerereizung. Sie tritt zB. bei einseitiger, aber nicht bei allseitiger Beleuchtung ein (903, p. 246).

Man sieht aus allen diesen Erörterungen, daß man die Klinostatenfrage mit allen den Beobachtungen nicht exakt lösen kann, die nicht mit Sicherheit auf eine richtende Wirkung der Schwerkraft am Klinostaten schließen lassen (vgl. zB. auch die gegenteilige Ansicht von Jost 904, p. 542).

Wie wenig sich die Sachs-Nollsche Auffassung bisher allgemein hat durchsetzen können, das kann man am besten aus der Behandlung ersehen, welche die Klinostatenfrage jüngst in einem physiologischen Lehrbuche von einem überaus kritischen Autor erfahren hat (Jost 904, p. 541): „Ob . . . [auf dem Klinostaten] die Pflanzen überhaupt nicht geotropisch gereizt werden, oder ob nur die einzelnen Reize sich gegenseitig aufheben, das wissen wir noch nicht.“

Und doch waren schon, freilich vor langer Zeit, Rotationsversuche ausgeführt worden, die überhaupt gar keine andere Deutung zulassen, als daß bei der Rotation der Schwerereiz dauernd perzipiert wird! Sie stammen von Dutrochet (837, p. 45 ff.) her. Obwohl sich Sachs (879*b*, p. 211) ausdrücklich auf sie bezogen hat, so finde ich diese sehr wichtigen Versuche in der ganzen neueren Diskussion über die Klinostatenfrage mit keinem Worte erwähnt. Dutrochet beobachtete geotropische Effekte an Keimlingen bei einer Umdrehungsgeschwindigkeit seiner rotierenden Achse von zwei Minuten und zwar bei ungleichmäßiger Rotation der Achse: die eine halbe Umdrehung dauerte 66, die andere 54 Sek., sodaß sich die zur halben Umdrehung nötigen Zeiten verhielten wie 11 : 9. Natürlich traten auch bei noch größerer Ungleichheit der halben Umdrehungen geotropische Krümmungen ein. Doch blieben sie aus, als die Rotationsgeschwindigkeit so beschleunigt wurde, daß es unmöglich war, die Dauer der halben Umdrehungen zu bestimmen. Weiter berichtet Dutrochet (837, p. 43 ff.) über einen allerdings nicht ganz einwandfreien Versuch. Er erhielt nämlich auch dann geotropische (?) Krümmungen[2], als er Keimlinge von *Vicia sativa* an der um $1\frac{1}{2}^{0}$ geneigten Rotationsachse bei 40 Umdrehungen in der Minute rotierte. Die Umdrehung war freilich nicht gleichmäßig. Aus allen seinen Versuchen zieht Dutrochet (p. 51) den Schluß: „Lorsque le mouvement de rotation est lent, et que par conséquent la force centrifuge est insuffisante pour opérer la direction des caudex séminaux, ceux-ci subissent l'influence de la pesanteur[1]), tantôt en se dirigeant parallèlement à l'axe, lorsque cet axe est incliné à l'horizon, tantôt en prenant la direction particulière qui résulte de l'inégalité de la rotation.“ —

Will man die Klinostatenfrage exakt, d. h. am Klinostaten

1) Von mir gesperrt.

2) Es waren wohl Zentrifugalkraftkrümmungen!

selbst, lösen, so gibt es in der Tat nur zwei Möglichkeiten der Methodik, deren sich z. T. auch Dutrochet bedient hat. Entweder nämlich man läßt die Versuchsobjekte mit ihren Längsachsen parallel zu der horizontalen Klinostatenachse rotieren, aber mit ungleichmäßiger Umdrehung, oder aber man rotiert die Versuchsobjekte an der schräg gestellten Klinostatenachse bei Kombination von Stellungen, in denen die geotropischen Erregungen eine verschiedene Größe haben, mit gleichmäßiger Umdrehung. Die letztere Methode verdient vor der ersteren den Vorzug.

Ich habe die Versuche Dutrochets mit ungleichmäßiger Umdrehung nicht nachgeprüft. Doch geht aus allen meinen Beobachtungen mit Sicherheit hervor, daß seine Ergebnisse einwandfrei sind. Ich habe oft genug gesehen, daß geotropische Erfolge schon dann am Klinostaten eintreten können, wenn die Zentrierung der Achse nicht genau vorgenommen worden war, sowohl bei schneller wie auch bei langsamer Rotation (vgl. auch Abschnitt VI). Übrigens hat auch Wachtel (899) Versuche mit ungleichmäßiger Rotationsgeschwindigkeit (ein Umlauf in 4 1/2 Minuten, Differenz der Umlaufshälften ca. 1 Min.) und mit entsprechenden Ergebnissen ausgeführt.

Dagegen habe ich in den früheren Abschnitten meiner Arbeit eine große Zahl von Versuchen mitgeteilt, in denen bei gleichmäßiger Rotation an der schräg gestellten Klinostatenachse geotropische Erfolge eintraten. Diese Versuche liefern somit eine durchaus exakte Lösung der Klinostatenfrage, falls es einer solchen überhaupt noch bedürfen sollte. Sie zeigen nicht nur, daß am Klinostaten auch bei gleichmäßiger Rotation und an parallelotropen Objekten ein geotropischer Effekt möglich ist, sondern auch, daß, wenigstens bei Umdrehungsgeschwindigkeiten, die größer sind als 15 Minuten (14 Min. — 2 Min.) und bei Kombination der Lagen $\pm 0^0$ und -45^0 (für Wurzeln $+45^0$) die geotropische Krümmung annähernd ebenso schnell beginnt und fortschreitet wie an den Kontrollpflanzen, die beim Rotationsbeginn horizontal gelegt wurden. Daraus ist aber zu ersehen, daß Czapek Unrecht hat, wenn er meint, die Wirkung der intermittierenden Reizungen, die bei der Rotation am Klinostaten erfolgen, könne „erst spät und allmählich" eintreten. Ich komme darauf später nochmals eingehender zurück. Auch die weitere Annahme Czapeks, daß die Sachs-Nollsche Auffassung in der Klinostatenfrage nur beschränkte Gültigkeit besitze, hat durch meine Versuche keine Stütze gefunden. Vielmehr ist aus der Tatsache, daß an allen geprüften, morphologisch

ganz verschiedenwertigen Organen mit meiner Methode der Klinostatendrehung geotropische Krümmungen zu erzielen sind, zu entnehmen, daß diese Auffassung höchstwahrscheinlich ganz allgemein, auch zB. für plagiotrope Organe, gültig ist.

Abschnitt V.

Die Perzeptionszeit des Schwerereizes.

Ich habe schon im vorigen Abschnitte darauf hingewiesen, daß man über die Zeit, die zur Perzeption des Schwerereizes nötig ist, bis jetzt sehr wenig weiß. Diese Zeit wird sich immer — oder doch wenigstens vorläufig — nur indirekt bestimmen lassen, da man ja den Vorgang der Perzeption nicht direkt wahrnehmen kann, sondern darauf angewiesen ist, auf die erfolgte Perzeption aus dem Eintritt irgend welcher Reaktionen zu schließen. Deshalb wird auch eine exakte Ermittlung der Zeitdauer, die zur Perzeption von Reizen nötig ist, vorläufig auf unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen. Doch ist schon sehr viel erreicht, wenn es gelingt, durch Annäherung eine gewisse Vorstellung von der Perzeptionszeit zu gewinnen. Zu dieser Annäherung kann nun, so weit ich sehe, vorläufig nur eine einzige Methode dienen, die denn zu diesem Zwecke auch in der Tierphysiologie und in der physiologischen Psychologie schon seit langem mit großem Erfolge angewendet worden ist: nämlich die Auflösung der kontinuierlichen Reizung in eine größere Zahl von kurz andauernden Reizungen. Diese intermittierende Reizung ist in der Pflanzenphysiologie zum ersten Male von Wiesner (1882, p. 23ff.) in dem Bewußtsein ihrer Bedeutung für die Aufhellung der Perzeptionszeit angewendet worden, und zwar für den Lichtreiz. Eine ähnliche Behandlung hat in der Pflanzenphysiologie kein anderer Reiz erfahren. Die Versuche, die bisher mit dieser Methode zur Aufhellung der Perzeptionszeit des Schwerereizes angestellt worden sind, haben eigentlich nur eine orientierende Bedeutung. Sie lehren nur, daß eben auch durch intermittierende Reizungen, die kürzer dauern als die Präsentationszeit, allmählich ein geotropischer Effekt erzielt werden kann. Sie lehren aber nichts darüber, bis zu welcher Grenze solche intermittierende Einzelreizungen verkürzt werden müssen, um keine geotropische Krümmung mehr auszulösen. Zu solchen Untersuchungen fehlte eben bisher eine geeignete Methode. Versuche,

in denen die Objekte mit der Hand umgelegt werden, sind recht unvollkommen, auch schon deshalb, weil mit dem Umlegen fast stets — wenn auch nur geringe — Erschütterungen verbunden sind, die das Ergebnis nicht unwesentlich beeinflussen könnten. So nimmt ja zB. Haberlandt (903, p. 499ff.) in der Tat an, daß die geotropischen Erfolge bei intermittierender Reizung durch „die bei der Art der Versuchsanstellung unvermeidlichen Stoßwirkungen als Reizursachen“ mitbedingt werden. Analogieschlüsse nach den Erfolgen mit intermittierenden Lichtreizungen sind immer recht mißlich, da die Perzeptionsvorgänge bei der Licht- und bei der Schwerereizung sicherlich ganz verschieden sind.

Geotropische Versuche mit intermittierender Reizung haben Czapek[1]) (895*a*, p. 1216ff.) und, wie schon erwähnt, Noll (900, p. 459ff.) ausgeführt. Die kürzesten Reizungen dauerten bei Czapek 10 Sekunden[2]), bei Noll 5 Minuten. Annähernd gleichzeitig wurde über solche Versuche auch von Wachtel (890) berichtet (vgl. das Referat Rotherts in der botan. Zeitung, Bd. 57, 1899, p. 227ff.). Auch bei ihm dauerten die kürzesten Reizungen 5 Minuten. Schließlich hat auch Jost (902, p. 175) intermittierend gereizt. Bei ihm währten die kürzesten Reizungen 50 Sekunden. Er erhielt durch deren Wiederholung bei Linsenwurzeln geotropische Krümmungen. Erstaunen kann ein solcher Erfolg nach den Mitteilungen von Dutrochet nicht, der ja sogar bei einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 2 Minuten und bei ungleichmäßiger Rotation mit seinem Uhrwerke geotropische Effekte beobachtete. —

Es bedarf wohl keines besonderen Hinweises darauf, daß diejenigen Versuche, die mit Hilfe der Rotation am Klinostaten ausgeführt werden, eindeutiger sind als die eben erwähnten, bei denen die intermittierende Reizung durch Umlegen mit der Hand besorgt wird, vor allem schon deshalb, weil dabei Stöße ganz ausgeschlossen werden können.

---

1) Es sei noch erwähnt, daß Czapeks Präsentationszeit (898, p. 183) nichts mit der Perzeptionszeit zu tun hat.

2) Um Mißverständnisse zu vermeiden, möchte ich hier ausdrücklich darauf hinweisen, daß die Angabe Czapeks über die Wirkung der intermittierenden Reizung (898, p. 206): „Die gesammelten Erfahrungen zeigten, daß auch relativ zeitlich weit auseinander liegende (bis $^1/_2$ Stunde und mehr), nur sekundenlang andauernde Reizimpulse nach entsprechend langer Zeit einen Reactionserfolg auslösen“, sich nicht, wie es aus dem Zusammenhange wohl scheinen könnte, auf geotropische, sondern nur auf heliotropische Versuche bezieht.

Meine Methode der Klinostatendrehung mit schräg gestellter Achse gibt uns nun ein ausgezeichnetes Mittel, bei völlig gleichmäßiger Rotation durch beliebige Vergrößerung der Umdrehungsgeschwindigkeit der Perzeptionszeit des Schwerereizes näher zu kommen. Man kann mit dieser Methode Stellungen miteinander kombinieren, die ganz beliebige Winkel mit der normalen Ruhelage bilden, so zB. die Ruhelage selbst und die Horizontale. Die Wahl dieser beiden Stellungen wäre für diese Versuche wohl am zweckmäßigsten, da die Differenz der entsprechenden Erregungen am bedeutendsten ist. Ich habe es jedoch vorgezogen, wie früher so auch jetzt wieder die Lagen $\pm 0^0$ und -45^0 (für Wurzeln $+45^0$) miteinander zu kombinieren. Da Dutrochet mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 2 Minuten und mit ungleichmäßiger Umdrehung noch ausgesprochene geotropische Erfolge erzielt hat, so empfahl es sich, auch im Hinblick auf die Versuche von Czapek, meine Versuche sogleich mit sehr viel größeren Umdrehungsgeschwindigkeiten zu beginnen. Ich wählte zunächst eine Umlaufszeit von 12 Sekunden, dann eine solche von 4—6 Sekunden. Solche Umläufe lassen sich mit dem Pfefferschen Klinostaten durch Entfernung der Windfangflügel und durch völliges Spannen der Windfangfeder leicht erreichen.

Versuch 167. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^0$, -45^0. 12 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	10 Hypokotyle, 3—5 cm lang	Kontrollkeimlinge
25°	9[15] V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	10[15] „	Bei einigen Hypokotylen Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Beginn der geotropischen Krümmung.
26°	11[00] „	Bei allen Hypokotylen Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung verstärkt.
27°	12[00] „	Krümmung verstärkt, etwa so stark wie bei den Kontrollpflanzen.	desgl.

Versuch 168. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^0$, -45^0. 5 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	12 Hypokotyle, 3—4 cm lang	Kontrollkeimlinge
23°	11[45] V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
24°	12[30] N.	Keimlinge gerade.	Gerade.
24°	1[00] „	Die Krümmung im Sinne der Horizontalen hat begonnen, ist aber schwächer als bei den Kontrollpflanzen.	Die geotropische Krümmung hat begonnen.
23°	2[00] „	Krümmung verstärkt, schwächer als bei den Kontrollpflanzen.	Krümmung verstärkt.

Versuch 169. Epikotyle von *Vicia Faba*. ± 0°, — 45°. 12 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle, 2—3 cm lang	Kontrollpflanzen
25°	3 30 N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	4 30 „	Erste Andeutung einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Erster Beginn der geotropischen Krümmung.
26°	5 30 „	Alle Epikotyle ausgesprochen gekrümmt.	Krümmung verstärkt.
26°	6 30 „	Krümmung sehr verstärkt, fast ebenso stark wie bei den Kontrollepikotylen.	desgl.

Versuch 170. Epikotyle von *Vicia Faba*. ± 0°, — 45°. 6 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle, 4—5 cm lang	Kontrollpflanzen
25°	9 35 V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	11 00 „	Epikotyle noch gerade.	Erster Anfang einer geotropischen Krümmung.
26°	12 00 „	Beginn einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung schon ziemlich vorgeschritten.
27°	2 35 N.	Krümmung bedeutend verstärkt, aber weit schwächer als bei den Kontrollpflanzen.	Krümmung sehr verstärkt.

Versuch 171. Koleoptile von *Avena sativa*. ± 0°, — 45°. 12 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	Größere Zahl Koleoptile; ca. 1 cm lang	Kontrollkeimlinge
25°	9 40 V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	10 40 „	Erste Spur einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Die geotropische Krümmung ist schon ein wenig weiter vorangeschritten.
26°	11 40 „	Alle Koleoptile stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Krümmung verstärkt, etwas weiter als bei den rotierenden Pflanzen.
27°	1 00 N.	Krümmung weiter verstärkt.	desgl.

Versuch 172. Koleoptile von *Avena sativa*. ± 0°, — 45°. 6 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	Größere Zahl Koleoptile; 1,5—2 cm lang	Kontrollkeimlinge
26°	3 15 N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
27°	4 15 „	Erster Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Erster Anfang der geotropischen Krümmung.
27°	5 15 „	Krümmung bedeutend verstärkt, aber schwächer als bei den Kontrollpflanzen.	Krümmung bedeutend verstärkt.
27°	6 15 „	desgl.	desgl.

Versuch 173. Blütensprosse von *Capsella Bursa pastoris*. ± 0°, — 45°. 6 Sek.

Temp.	Std.zeit	6 Blütensprosse	6 Kontrollpflanzen
27°	3⁴⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
28°	4⁴⁵ „	Bei 4 Sprossen erster Krümmungsbeginn im Sinne der Horizontalen.	Erster Beginn der geotropischen Krümmung.
28°	5⁴⁵ „	Krümmung bei allen Sprossen bedeutend fortgeschritten.	Krümmung verstärkt, etwa so stark wie bei den rotierenden Sprossen.
25°	6⁴⁵ „	Krümmung verstärkt.	desgl.

Versuch 174. Sprosse von *Hippuris*. ± 0°, — 45°. 4 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	6 Sprosse	Kontrollpflanzen
26°	9⁰⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	11⁰⁰ „	Krümmung begonnen im Sinne der Horizontalen.	Geotropische Krümmung begonnen.
27°	12⁰⁰ „	Krümmung fortgeschritten, etwa so stark wie bei den Kontrollpflanzen.	Krümmung verstärkt.

Versuch 175. Halme von Roggen und Gerste. ± 0°, — 45°. 1 Min. 25 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	3 Roggen-, 2 Gerstenhalme	Kontrollpflanzen
26°	9⁰⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	1⁰⁰ N.	Die beiden Gerstenhalme schon ausgesprochen im Sinne der Horizontalen gekrümmt, die Roggenhalme gerade.	Die Gerstenhalme schon geotropisch gekrümmt, die Roggenhalme gerade.
27°	6⁰⁰ „	Die Krümmung der Gerstenhalme verstärkt, die Roggenhalme gerade.	Die Krümmung der Gerstenhalme verstärkt, die Roggenhalme gerade.
27°	9⁰⁰ V.	Die Krümmung der Gerstenhalme bedeutend verstärkt, die Roggenhalme nun ebenfalls, wenn auch schwach im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Die Gerstenhalme stark, die Roggenhalme schwach geotropisch gekrümmt.

Versuch 176. Halme der Gerste. ± 0°, — 45°. 6 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	6 Gerstenhalme	6 Kontrollhalme
26°	9⁰⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
27°	1⁰⁰ N.	2 Halme schon etwas im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Bei 5 Halmen Anfang der geotropischen Krümmung.
28°	3⁰⁰ „	Alle Halme gekrümmt.	Krümmung verstärkt.
27°	6⁰⁰ „	Krümmung weiter fortgeschritten, aber etwas schwächer als bei den Kontrollpflanzen.	desgl.

Versuch 177. Wurzeln von *Phaseolus multiflorus*. ± 0°, + 45°. 6 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	5 Keimlingshauptwurzeln; 3 cm lang	5 Kontrollwurzeln
26°	2[15] N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	3[15] „	Beginn einer Krümmung im Sinne der Horizontalen bei 2 Wurzeln, eine Wurzel rechtwinklig dazu gekrümmt.	Beginn einer geotropischen Krümmung bei 3 Wurzeln.
	5[15] „	4 Wurzeln stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Geotropische Krümmung bei allen Wurzeln verstärkt.

Versuch 178. Wurzeln von *Vicia Faba*. ± 0°, + 45°. 4—5 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	5 Keimlingshauptwurzeln; 3—4 cm lang	5 Kontrollwurzeln
25°	9[20] V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	11[20] „	Wurzeln gerade.	Beginn der geotropischen Krümmung.
26°	12[20] N.	desgl.	Krümmung verstärkt.
„	1[00] „	Erster Beginn einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	desgl.
„	2[00] „	Krümmung sehr verstärkt.	desgl.
„	3[00] „	desgl.	desgl.

Aus allen diesen und anderen Versuchen geht hervor, daß bei einer Rotationsgeschwindigkeit der Klinostatenachse von 4 bis 6 Sekunden und bei der Kombination der Lagen ± 0° und — 45° (+ 45° für Wurzeln) der geotropische Effekt annähernd ebenso schnell eintritt und fortschreitet, wie wenn man mit einer Umlaufszeit von 12 Minuten arbeitet. Auch lehrt ein Vergleich dieser Versuche mit anderen, die ich mit Umlaufszeiten zwischen 12 Minuten und 6 Sekunden angestellt habe, daß die geotropische Krümmung stets annähernd zur gleichen Zeit beginnt und in gleichem Maße fortschreitet, wie bei den zu Rotationsbeginn horizontal gelegten Kontrollpflanzen. Eine hemmende Gegenwirkung durch die Zentrifugalkraft macht sich höchstens bei den Versuchen mit 6 Sekunden Rotation, und auch da nur in ganz geringem Grade, bemerkbar.

Aus den Erfolgen meiner Versuche ist weiter ersichtlich, daß mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 4 Sekunden für die Lagen ± 0° und — 45° noch längst nicht diejenige Zeitgrenze erreicht ist, bei der keine geotropische Perzeption mehr erfolgen kann. Offenbar wird man noch sehr viel größere Rotationsgeschwindigkeiten wählen müssen, um diese Grenze zu finden. Mit Hilfe des Pfefferschen Klinostaten konnte ich die Umlaufszeiten der Achse ohne Schwierigkeiten noch über 4 Sekunden hinaus

verkürzen. Nimmt man die Windfangachse ganz heraus, so dreht sich die am schnellsten rotierende Achse annähernd in $^3/_4$ — 1 Sekunde um sich selbst. Doch ist mit dieser Verkürzung der Umlaufszeit der Übelstand verbunden, daß man die Klinostatenfeder alle 3 — 5 Minuten neu aufziehen muß. Aus diesem Grunde habe ich nur wenige solche Versuche ausgeführt, die aber zu einer prinzipiellen Entscheidung der Frage völlig genügen.

Versuch 179. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. ± 0°, — 45°. 1 Sekunde.

Temp.	Std.zeit	12 Hypokotyle; 2—4 cm lang	Kontrollpflanzen
28°	3^{30} N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
28°	4^{30} „	—	Anfang der geotropischen Krümmung.
27°	5^{00} „	Beginn einer Krümmung im Sinne der Horizontalen, aber nur bei denjenigen Hypokotylen, die der Achse des Rotationskegels nahe gelegen sind.	Krümmung etwas verstärkt.
27°	6^{00} „	Krümmung verstärkt. Auch die der Peripherie des Rotationskegels nahe gelegenen Hypokotyle beginnen sich, wenn auch wenig, im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	desgl.
27°	6^{40} „	Krümmung bei allen Hypokotylen verstärkt, bei den peripherisch gelegenen sehr wenig.	desgl.

Versuch 180. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. ± 0°, — 45°. 1 Sekunde.

Temp.	Std.zeit	10 Hypokotyle; 2—3 cm lang	Kontrollpflanzen
27°	2^{25} N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
	3^{50} „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen, aber wiederum nur bei denjenigen Hypokotylen, die der Achse des Rotationskegels nahe gelegen sind.	Beginn der geotropischen Krümmung.
27°	5^{00} „	Krümmung verstärkt, auch die peripherisch gelegenen Hypokotyle fangen an sich im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	Krümmung verstärkt.
26°	6^{00} „	Krümmung weiter, bei den peripherisch gelegenen wenig verstärkt.	desgl.

Versuch 181. Hypokotyle von *Helianthus annuus.* ± 0°, — 45°. ⅔ Sekunde.

Temp.	Std.zeit	14 Hypokotyle; 3—5 cm lang	Kontrollpflanzen
26°	2 30 N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	3 30 „	—	Anfang der geotropischen Krümmung.
25°	4 00 „	—	Krümmung verstärkt.
25°	4 30 „	Die der Achse am nächsten gelegenen Hypokotyle beginnen sich etwas im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	desgl.
25°	5 30 „	Krümmung bei den der Achse am nächsten gelegenen Hypokotylen etwas verstärkt. Alle anderen Hypokotyle gerade (abgesehen von unregelmäßigen Nutationen).	desgl.
25°	6 00 „	Wie zuvor, Krümmung der der Achse nächst gelegenen Hypokotyle weiter verstärkt.	desgl.

Versuch 182. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus.* ± 0°, — 45°. 1 Sekunde.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle; 3 cm lang	4 Kontrollpflanzen
24°	9 25 V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
24°	10 30 „	Die zwei Epikotyle, die der Achse des Rotationskegels am nächsten liegen, beginnen sich im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	Anfang der geotropischen Krümmung.
24°	11 30 „	Auch die beiden von der Rotationsachse weiter entfernten Epikotyle beginnen sich im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	Krümmung verstärkt.
25°	12 30 N.	Krümmung verstärkt; bei den peripherisch gelegenen wenig verstärkt.	desgl.

Der Versuch wurde noch einmal mit 4, 3—4 cm langen, Epikotylen und mit ganz ähnlichem Erfolge wiederholt.

Versuch 183. Epikotyle von *Vicia Faba.* ± 0°, — 45°. 1 Sekunde.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle; 4—6 cm lang	4 entsprechende Kontrollpflanzen
26°	3 00 N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	5 00 „	Die zwei Epikotyle, die der Achse ganz nahe sind, beginnen sich im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	Krümmung begonnen.

(Fortsetzung des Versuchs.)

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle; 4—6 cm lang	4 entsprechende Kontrollpflanzen
25°	6^{00} N.	Krümmung verstärkt. Das dritte Epikotyl, das von der Achse etwa 3 cm entfernt ist, ist gerade; das vierte, etwa 6 cm von der Achse entfernt, beginnt sich im Sinne der Zentrifugalkraftrichtung, nach der Achse hin, zu krümmen.	Krümmung verstärkt.
25°	7^{00} „	Epikotyl 3 noch immer gerade. Sonst die Krümmungen in gleichem Sinne verstärkt.	desgl.

Versuch 184. Epikotyle von *Vicia Faba*. ± 0°, — 45°. 1 Sekunde.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle; 3—7 cm lang	4 Kontrollpflanzen
26°	3^{01} N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
	5^{00} „	Die beiden Epikotyle, die ganz nahe an der Rotationsachse rotieren, beginnen sich im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	Die geotropische Krümmung hat begonnen.
26°	6^{00} „	Krümmung verstärkt. Das dritte Epikotyl, etwa 3 cm von der Achse entfernt rotierend, ist noch immer gerade; das vierte, etwa 7 cm von der Achse entfernt, beginnt sich im Sinne der Zentrifugalkraftrichtung, nach der Achse hin, zu krümmen.	Krümmung verstärkt.
26°	7^{15} „	Epikotyl 3 noch immer gerade. Sonst die Krümmungen sämtlich in gleichem Sinne verstärkt.	desgl.

Aus allen diesen Versuchen kann man sehen, daß auch dann, wenn die Umdrehungsgeschwindigkeit der Rotationsachse eine Sekunde beträgt, noch längst nicht die Perzeptionszeit des Schwerereizes erreicht ist. Denn diejenigen Versuchspflanzen, die der Rotationsachse sehr nahe liegen, beginnen sich bei dieser Umlaufszeit noch immer annähernd ebenso schnell zu krümmen wie die horizontal gelegten Kontrollpflanzen. Nach den Versuchen von Czapek über die Empfindlichkeit von Keimwurzeln gegen Zentrifugalkräfte (895, p. 305ff.) kann es aber nicht wundernehmen,

daß bei denjenigen Keimlingen, die am weitesten entfernt von der Achse rotieren, nun auch die Zentrifugalkraft zur Geltung kommt. Diese Kraft sucht bei meiner Versuchsanordnung die negativ geotropischen Organe nach der Rotationsachse hin zu krümmen. Sie wirkt demnach der geotropischen Krümmung direkt entgegen und bedingt bei den Hypokotylen von *Helianthus* und bei den Epikotylen von *Phaseolus*, daß die am weitesten von der Rotationsachse (4—7 cm) entfernten Pflanzen sich später und weniger intensiv im Sinne der Horizontalen geotropisch krümmen als die der Achse nahe gelegenen, bei den entsprechenden Epikotylen von *Vicia Faba* dagegen, daß es überhaupt nicht mehr zu einer geotropischen, sondern zu einer entgegengerichteten (Zentrifugalkraft-) Krümmung kommt, während sich bei den zwischen der Achse (ca. 3 cm von ihr entfernten) und der Peripherie des Kegels rotierenden Pflanzen die Wirkungen dieser beiden einander entgegenwirkenden Kräfte aufheben und eine Krümmung unterbleibt. Aus der Entfernung der Pflanzen von der Rotationsachse und der Rotationsgeschwindigkeit läßt sich nach der bekannten Formel $C = \frac{4{,}024 \cdot R}{t^2}$ ein annäherndes Bild von der Größe der wirksamen Zentrifugalkraft gewinnen. Bei einer Sekunde Umlaufszeit beträgt C in 7 cm Entfernung von der Achse 0,28 g, in 3 cm Entfernung 0,12 g. Es ist jedoch zu beachten, daß diese Reizkraftgrößen an den Keimlingen nicht rechtwinklig, sondern nur spitzwinklig (unter einem Winkel von ca. 67^0) angreifen.

Mit einer weiteren Verkürzung der Umlaufszeit (über eine Sekunde hinaus) würde sich natürlich der Einfluß der Zentrifugalkraft immer mehr und mehr geltend machen. Dies lehrt auch der Versuch 181 mit den Hypokotylen von *Helianthus annuus* und mit einer Umlaufszeit von $^2/_3$ Sekunden, in dem sich nur noch die der Rotationsachse ganz nahe gelegenen Pflanzen ein wenig geotropisch gekrümmt haben. Es ist aber bei diesem, wie bei allen mitgeteilten Versuchen zu beachten, daß bei ihnen **nicht** die zur Hervorrufung einer geotropischen Aktion **günstigsten** Stellungen, nämlich nicht die normale Ruhelage und die Lage $\pm 0^0$, sondern nur die Stellungen $\pm 0^0$ und -45^0 miteinander an der schräg gestellten Klinostatenachse kombiniert wurden. Aber selbst bei der Kombination der für eine geotropische Aktion günstigsten Stellungen würden aller Voraussicht nach nur wenig kleinere Umlaufszeiten als $^2/_3$ Sekunden genügen, damit auch bei den der Achse am nächsten

rotierenden Pflanzen — abgesehen vielleicht von den wenigen, die annähernd in Verlängerung der Achse gelegen sind — die geotropische Krümmung ausbliebe. Gleichwohl zweifle ich nach den Ergebnissen meiner Versuche keinen Augenblick daran, daß man die schräg gestellte Rotationsachse noch sehr viel schneller rotieren lassen könnte, ohne daß man bei Kombination geotropisch sehr ungleichwertiger Lagen den hemmenden Einfluß des Geotropismus auf den Eintritt und den Ablauf der durch die Zentrifugalkraft ausgelösten Krümmung völlig würde verschwinden sehen. Zweifellos wäre es interessant, solche Versuche auszuführen. Ich habe aber von der immerhin zeitraubenden Instandsetzung eines geeigneten Rotationsapparates Abstand genommen. Ich durfte dies um so mehr tun, als schon durch meine Versuche das Problem, das ich mir gestellt hatte, in vorläufig genügender Weise aufgehellt war. Eine Vergrößerung der Zentrifugalkräfte wäre übrigens auch dadurch möglich gewesen, daß ich bei den Umdrehungsgeschwindigkeiten, die mir zu Gebote standen, die Entfernung der Objekte von der Rotationsachse noch größer genommen hätte. Da es mir aber im wesentlichen auf eine möglichste Verkürzung der Umlaufszeiten ankam, so habe ich solche Versuche nicht ausgeführt.

Selbstverständlich lassen alle meine Versuche die Frage durchaus unentschieden, ob bei denjenigen Keimlingen, die bei kleiner Umlaufszeit der Rotationsachse keine oder eine der geotropischen entgegengerichtete (Zentrifugalkraft-) Krümmung ausführen, dieser Erfolg darauf zurückzuführen ist, daß dem durchaus konstanten, nur von den kombinierten Stellungen abhängigen geotropischen Impulse der bei Zunahme der Zentrifugalkraftgröße stärker werdende Zentrifugalimpuls im sensorischen, duktorischen oder motorischen Teile des ganzen geotropischen Reizvorganges entgegenarbeitet, oder aber darauf, daß bei meinen Versuchsbedingungen von einer gewissen Intensität der Zentrifugalkraft an das Perzeptionsvermögen für den Schwerereiz geringer wird, um bei einer gewissen Zentrifugalkraftgröße schließlich ganz zu erlöschen. Gegen die letztere Annahme sprechen die schon von Knight ausgeführten Zentrifugalversuche auf der horizontalen Rotationsscheibe, bei denen die Versuchspflanzen stets, auch bei großer Intensität der Zentrifugalkraft, eine aus Schwerkraft- und Zentrifugalkraftwirkung resultierende Lage einnahmen. Diese Versuche sind aber für meine Frage nicht völlig beweisend, weil in ihnen die Schwerkraft konstant von einer Seite an den Versuchs-

objekten angreift, in meinen Versuchen dagegen mit schnellem Wechsel von allen Seiten. Ich habe deshalb einen Rotationsversuch mit 4—6 cm langen Epikotylen von *Vicia Faba* und mit einer Umlaufszeit von 1 Sekunde an der horizontalen Rotationsachse angestellt, so daß also die Keimlinge, denen dieselben Entfernungen von der Achse gegeben und die ebenso gegen die Achse geneigt wurden wie früher in den Versuchen 183 und 184, allseits in gleicher Weise der Schwerewirkung ausgesetzt waren. Bei den Epikotylen, die in 6 cm Entfernung von der Achse rotierten, trat die Zentrifugalkraftkrümmung etwas früher ein und schritt ein wenig schneller fort als in den Versuchen mit der schräg gestellten Rotationsachse; auch blieb das Epikotyl, das von der Achse 3 cm entfernt war, nicht völlig gerade, sondern krümmte sich, wenn auch nur wenig, ebenfalls im Sinne der Zentrifugalkraft. Der Ausfall dieses Versuches spricht also auch nicht sehr für die Annahme, daß bei den in Betracht kommenden Intensitäten der Zentrifugalkraft in meinen Rotationsversuchen das Perzeptionsvermögen für den Schwerereiz aufgehoben sei; er macht es vielmehr wahrscheinlich, daß auch bei den im Sinne der Zentrifugalkraft gekrümmten Keimlingen die Stellung eine aus Schwere- und Zentrifugalkraftwirkung resultierende ist. Doch würden sehr zahlreiche, mit aller Umsicht auszuführende Versuche dazu nötig sein, um diese Ansicht exakt als richtig zu erweisen, da erfahrungsgemäß die Empfindlichkeit der Keimlinge in den verschiedenen Kulturen kleineren oder größeren Schwankungen unterworfen ist. —

Aus meinen Versuchen geht jedenfalls so viel hervor, daß auch dann, wenn die Zentrifugalkräfte schon eine namhafte Größe erlangt haben, die vollauf genügt, um einen Krümmungseffekt auszulösen (vgl. Czapek 895, p. 305ff.), nicht nur der Schwerereiz noch ungehindert perzipiert wird, sondern auch der Unterschied noch wahrgenommen wird, der zwischen den Impulsen in den geotropisch ungleichwertigen Winkeln $\pm 0^0$ und -45^0 besteht. Das wesentlichste Ergebnis ist aber, daß die Perzeptionszeit des Schwerereizes außerordentlich klein ist und daß sie auch bei meinen Rotationsversuchen noch längst nicht erreicht wurde. Selbstverständlich muß die Pflanze in jeder Stellung, die sie bei der schnellen Rotation in dem Kegelmantel durcheilt, die Schwerewirkung perzipieren. Denn die Krümmung ist, wie ich in Abschnitt XIII noch zeigen werde, die Resultante der Perzeptionen in allen diesen Stellungen. Da aber die Pflanze bei meiner Ver-

suchsanordnung in jeder dieser Stellungen, so auch in der oberen und unteren Hauptseitenlinie, nur minimale Bruchteile einer Sekunde verweilen kann, so müssen diese kleinen Zeiten zur Perzeption genügen. Es scheint also fast, als ob es überhaupt keine bestimmbare untere Grenze der Perzeption, keine bestimmte Perzeptionszeit, gäbe.

Auch ein weiteres Ergebnis meiner Versuche scheint mir nicht ohne Interesse, nämlich daß durchaus keine Proportionalität besteht zwischen der Reaktionszeit und der Perzeptionszeit. Ob ein Organ schnell reagiert oder sehr langsam, das hängt, wie aus meinen Versuchen mit Grashalmen hervorgeht (Versuch 175, 176), im wesentlichen nicht ab von einer verschiedenen Größe der Perzeptionszeit. Die schnellste Umlaufszeit betrug bei den Halmen allerdings nur 6 Sekunden. Ich zweifle aber nach dem Ausfall dieser Versuche keinen Augenblick daran, daß die geotropische Reaktion auch bei einer Rotationsgeschwindigkeit von 1 Sekunde eingetreten sein würde[1]). Daraus wäre aber noch deutlicher als aus meinen angeführten Versuchen zu ersehen, daß die Geschwindigkeit des Beginnes und des Ablaufes der geotropischen Reaktion nichts zu tun hat mit der Größe der Perzeptionszeit. Unentschieden bleibt damit, ob diese Geschwindigkeit allein von der Verschiedenheit des Reaktionsvermögens abhängt oder auch von der Verschiedenheit des Perzeptionsvermögens für gleiche Zeiten.

Abschnitt VI.

Die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit für verschiedene Stellungen.

Um einen Einblick in die geotropische Empfindlichkeit der Pflanzen zu gewinnen, genügt es nicht, daß man das Verhältnis der geotropischen Erregungen für die verschiedenen Ablenkungswinkel ermittelt und die Größe der Perzeptionszeit bestimmt. Man muß vielmehr auch die Frage prüfen: Wie groß müssen die Unterschiede zwischen genau entgegengerichteten Reizungen sein, damit noch eine geotropische Krümmung in dem einen oder in dem anderen Sinne erfolgt? Diese Frage ist experimentell sehr schwer

1) Ein nachträglich angestellter Versuch mit Gerstenhalmen, in der die Rotationsgeschwindigkeit 1 Sekunde betrug, hat diese Vermutung durchaus bestätigt.

zu lösen für solche Reizungen, die sich durch die Kraftgröße des geotropischen Reizanlasses unterscheiden; sie läßt sich dagegen mit meiner Methode der Klinostatendrehung und mit Hilfe des intermittierenden Klinostaten wenigstens annäherungsweise lösen für diejenigen Reizungen, die bei gleicher Reizdauer verschieden sind durch die Größe des Ablenkungswinkels, sowie auch für diejenigen, die bei gleichem Ablenkungswinkel aus der Ruhelage sich durch die Reizdauer unterscheiden.

Bei den Rotationsversuchen an der schräg gestellten Klinostatenachse haben wir es ja in der Tat mit einem Antagonismus entgegengerichteter Reizungen zu tun. Man kann dem ersteren Probleme auch folgende Fassung geben: Wie groß ist bei der Rotation an der schrägen Klinostatenachse die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit der Pflanzenorgane für verschiedene Stellungen?

Schon diejenigen Versuche, die ich bisher mitgeteilt habe, liefern einiges Material zur Lösung dieser Frage. So geht zunächst aus den Versuchen mit der Kombination der Lagen 45° und ± 0° am gleichmäßig rotierenden und am intermittierenden Klinostaten hervor, daß die Differenz der Erregungen, die in diesen beiden Stellungen erfolgen, meist genügt, um die geotropische Krümmung annähernd ebenso frühzeitig einzuleiten und mit annähernd derselben Geschwindigkeit fortschreiten zu lassen wie bei den zu Beginn der Versuche horizontal gelegten Kontrollpflanzen. Auch ist aus meinen entsprechenden Versuchen zu ersehen, daß die Größe dieser Differenz durch beliebige Beschleunigung der Umdrehung nicht wesentlich verändert wird, und aus anderen Versuchen, daß man auch dann noch geotropische Reaktionen erhält, wenn man Stellungen miteinander kombiniert, die um wesentlich weniger als um 45°, so zB. um 22°, ja sogar nur um 10°, voneinander abweichen. Freilich tritt mit der Verkleinerung des Winkels eine Verzögerung des Beginnes der Reaktion ein; auch nimmt die Intensität der Krümmung, die schließlich erzielt wird, kontinuierlich ab. Unterscheiden sich die kombinierten Stellungen um 30°, so ist der Unterschied in der Reaktion gegenüber derjenigen bei den horizontal gelegten Kontrollpflanzen noch sehr unbedeutend. Sind die Stellungen dagegen nur um 10° von einander verschieden, so bleibt die Reaktion äußerst gering (vgl. die Versuche 13—18), wenigstens dann, wenn die gewählten Stellungen nur wenig von der Horizontalen abweichen.

Ist nun mit der Differenz von 10° annähernd die untere Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit gegeben? Verschiebt sich

mit der Anderung der Rotationsgeschwindigkeit auch die untere Grenze diese Unterschiedsempfindlichkeit und ändert sie sich mit der Größe der Winkel, die man kombiniert? Es ist nach meinen im Abschnitte III mitgeteilten Versuchen von vornherein wahrscheinlich, daß die Unterschiedsempfindlichkeit geringer ist für solche Winkel, die der Horizontalen nahe liegen, als für solche Winkel, die von der normalen Ruhelage nur wenig abweichen. Ich habe meine Versuche auf wenige Objekte beschränkt. Namentlich die Epikotyle von *Vicia Faba* erwiesen sich als besonders geeignet, da, wie ich schon früher erwähnt habe, die geotropische Empfindlichkeit bei ihnen nur verhältnismäßig geringen Schwankungen unterworfen ist.

Zunächst habe ich feststellen können, daß die Rotationsgeschwindigkeit keinen Einfluß hat auf die Stärke der eintretenden geotropischen Krümmung und auch die untere Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit nicht in nachweisbarer Weise verschiebt. Dagegen fällt die auf dem Unterscheidungsvermögen beruhende Krümmung geringer aus bei Kombination solcher Stellungen, die nur wenig von der Horizontalen abweichen, als für solche, die weiter von ihr entfernt sind. Dafür möchte ich einige Beispiele anführen.

Versuch 185. 4 Epikotyle von *Vicia Faba*, 4—5 cm lang. Achse 3° gesenkt.

Temp.	Std.zeit	
26°	10²⁵ V.	Rotationsbeginn. Umlaufszeit 2 Min. + 3°, — 9°.
26°	6⁰⁰ N.	3 Keimlinge gerade, 1 sehr wenig geotropisch gekrümmt.
25°	9⁰⁰ V.	Ebenso. Nun die Keimlinge weniger geneigt: + 55°, — 61°.
26°	12⁰⁰ „	Alle Keimlinge etwas geotropisch gekrümmt.
26°	6⁰⁰ N.	Krümmung etwas verstärkt.
24°	9⁰⁰ V.	Wie zuvor.

Versuch 186. 4 Epikotyle von *Vicia Faba*, 2—4 cm lang. Achse 2° gesenkt.

Temp.	Std.zeit	
25°	9²⁵ V.	Rotationsbeginn. Umlaufszeit 35 Sek. + 13°, — 17°.
26°	6⁰⁰ N.	Epikotyle gerade. Rotation verlangsamt auf 2 Min.
24°	9⁰⁰ V.	Epikotyle gerade. Nun werden die Keimlinge weniger gegen den Horizont geneigt: + 51°, — 55°. Rotation auf 35 Sek. beschleunigt.
27°	2⁰⁰ N.	Epikotyle etwas geotropisch gekrümmt.
26°	6⁰⁰ „	Krümmung verstärkt, Rotation auf 2 Min. verlangsamt.
25°	9⁰⁰ V.	Krümmung nicht weiter verstärkt. Sie beträgt etwa 20—30°.

Noch beweiskräftiger sind Versuche, bei denen ich die Versuchspflanzen zunächst wenig, dann im weiteren Verlaufe des Versuches stärker aus der Ruhelage ablenkte.

Versuch 187. 4 Epikotyle von *Vicia Faba*, 2—4 cm lang. Achse 3° gesenkt.

Temp.	Std.zeit	
26°	10^{30} V.	Rotationsbeginn. Umlaufszeit 2 Min. + 80°, — 86°.
27°	1^{00} N.	Die beiden größeren Epikotyle schon ausgesprochen geotropisch gekrümmt.
26°	4^{00} "	Alle Epikotyle gekrümmt.
26°	7^{00} "	Krümmung verstärkt.
27°	11^{00} V.	Krümmung nicht weiter verstärkt. Sie beträgt etwa 30°. Nun werden die Keimlinge weniger gegen die Horizontale geneigt: + 4°, — 10°.
26°	2^{45} N.	Krümmung etwas zurückgegangen.
25°	7^{30} "	Krümmung bedeutend zurückgegangen, sie beträgt etwa noch 10°.
25°	9^{00} V.	Krümmung unverändert.

Dieses Ergebnis kann nach der Ermittlung des Verhältnisses der Erregungen für die verschiedenen Ablenkungswinkel nicht wundernehmen.

Durch weitere Versuche war nun vor allem festzustellen, wie groß die Differenz der Impulse sein muß, damit überhaupt noch eine Krümmung eintritt. Diese Differenz war natürlich für die verschiedensten Winkel zu ermitteln. Auch bei diesen Versuchen wurde die Hauptnutationsebene senkrecht zu der Ebene der geotropischen Krümmung gerichtet. Ich teile die Versuche in Tabellenform mit. Angaben über Einzelheiten sind wenigstens für einige dieser Versuche am Fuße der Tabellen vermerkt. Die in den Tabellen angegebenen Winkelgrößen wurden mit Senkblei und Transporteur ermittelt.

Tabelle 11. Epikotyle von *Vicia Faba*[1]).

Kombinierte Stellungen und geotropischer Erfolg. Temp. 23—27°.

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont					
5°	3°	2°	1°	½°	¼° (geschätzt)
Versuch 188 **± 0°, — 10°** Krümmung 4 h	Versuch 189 ± 0°, — 6° gerade! 24 h	Versuch 200 ± 0°, — 4° 3 Epik. gerade, 1 Epik. spurenweise gekrümmt? 18 h			
	Versuch 190 + 3°, — 9° gerade! 18 h				
	Versuch 191 + 8°, — 14° gerade! 24 h	Versuch 201 + 1°, — 3° gerade! 24 h			

1) Die Stundenzahlen geben an, nach welcher Zeit etwa eine Krümmung beobachtet wurde, in denjenigen Versuchen, in denen keine Krümmung beobachtet werden konnte, die Versuchsdauer. Die Keimpflanzen hatten beim Beginn der Versuche eine Länge von 2—5 cm.

(Fortsetzung der Tabelle.)

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont					
5°	3°	2°	1°	½°	¼° (geschätzt)
	Versuch 192 **+ 8°, — 14°** Spurenweise Krümmung 6 h	Versuch 202 + 13°, — 17° gerade! 18 h			
	Versuch 193 + 10°, — 16° 3 Epik. spurenweise gekrümmt, 1 Ep. gerade 8 h	Versuch 203 **+ 14°, — 18°** Krümmung 6 h	Versuch 206 + 19°, — 21° gerade! 16 h		
	Versuch 194 + 19°, — 25° sehr schwache Krümmung 5 h				
			Versuch 207 **+ 36°, — 38°** 2 Epik. gerade, 2 Ep. spurenw. gekrümmt 12 h		
	Versuch 195 + 38°, — 44° geringe Krümmung 4 h	Versuch 204 + 42°, — 46° Krümmung 2 h 30′	Versuch 208 + 36°, — 38° gerade! 24 h		
	Versuch 196 + 45°, — 51° Krümmung 3 h		Versuch 209 + 42°, — 44° spurenweise Krümmung 3 h	Versuch 213 + 42°, — 43° gerade! 9 h	
	Versuch 197 + 46°, — 52° Krümmung 2 h				
		Versuch 205 + 51°, — 55° Krümmung 4 h	Versuch 210 + 49°, — 51° schwache Krümmung 2 h	Versuch 214 + 51°, — 52° gerade! 10 h	
			Versuch 211 + 53°, — 55° schwache Krümmung 3 h 30′	Versuch 215 **+ 53°, — 54°** Ganz geringe Spuren einer Krümmung 9 h	
			Versuch 212 + 55°, — 57° Krümmung 2 h 30′		
				Versuch 216 +58,5°, —59,5° sehr geringe Krümmung 20 h	

(Fortsetzung der Tabelle.)

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont					
5°	3°	2°	1°	½°	¼° (geschätzt)
	Versuch 198 + 80°, — 86° Krümmung 2 h 30′				
	Versuch 199 + 83°, — 89° Krümmung 2 h			Versuch 217 + 85°, — 86° Krümmung	
				Versuch 218 + 86°, — 87° schwache Krümmung 5 h	Versuch 219 **+87,5°, —88,0°** spurenweise Krümmung 6 h

Bemerkungen zu den Versuchen[1]). Vers. 195: Krümmung ca. 25° sowohl bei 12 Min. wie bei 26 Min. Rotation. Vers. 196: Krümmung ca. 45° bei 12 Min. und bei 2 Min. Rotation. Vers. 197: Krümmung ca. 45°. Nach Horizontalstellung der Achse geht die Krümmung ganz zurück. Die Achse wird dann um 2° geneigt. Nach 6 Stunden beträgt die Krümmung wieder 45°. Vers 199: Krümmung ca. 20°. Vers. 204: Krümmung ca. 45°, sowohl bei 35 Sek. wie bei 2 Min. Rotation. Vers. 206: Bei Kombination der Stellungen + 19°, — 21° keine Krümmung. Dann die Epikotyle so geneigt, daß kombiniert sind die Stellungen + 49°, — 51°: schon nach 2 Stunden Anfang einer Krümmung, die den Betrag von 12—13° erreicht. Vers. 211: Die beiden größten Epikotyle erreichten eine Krümmung von 37°, die beiden kleinsten von 5—10°. Nach Horizontalstellung der Achse geht die Krümmung zurück. Vers. 212: Krümmung ca. 35°. Vers. 213: Bei Kombination der Stellungen + 42°, — 43° keine Krümmung. Dann kombiniert + 85°, — 86°, nun tritt Krümmung (ca. 10°) ein.

Tabelle 12. Hypokotyle von *Helianthus annuus*.

Kombinierte Stellungen und geotropischer Erfolg. Temp. 23—27°.

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont					
5°	4°	3°	1,5°	1°	½°
Versuch 220 ± 0°, — 10° sehr schwache Krümmung 4 h		Versuch 225 + 4°, — 10° schwache Krümmung 18 h			
	Versuch 224 + 17°, — 28° Krümmung 1 h 30′	Versuch 226 + 12°, — 18° schwache Krümmung 7 h			

1) Die Krümmungen sind in Graden angegeben und zwar nicht bezogen auf die Horizontale, sondern auf die obere Hauptseitenlinie des Kegelmantels.

(Fortsetzung der Tabelle.)

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont					
5°	4°	3°	1,5°	1°	½°
Versuch 221 + 25°, — 35° schwache Krümmung 4 h		Versuch 227 + 19°, — 25° gerade! 10 h			
Versuch 222 + 25°, — 35° sehr schwache Krümmung 4 h		Versuch 228 + 20°, — 26° schwache Krümmung 4 h			
		Versuch 229 + 27°, — 33° schwache Krümmung 3 h	Versuch 231 + 28°, — 31° ziemlich starke Krümmung 1 h 20′		Versuch 234 + 45°, — 46° gerade!
Versuch 223 + 45°, — 55° starke Krümmung 1 h 30′			Versuch 232 + 28°, — 31° gerade! 8 h		
		Versuch 230 + 55°, — 61° schwache Krümmung			Versuch 235 + 80°, — 81° gerade! 25 h
				Versuch 233 + 85°, — 87° Krümmung 2 h	
					Versuch 236 + 89°, — 90° Krümmung 3 h

Bemerkungen zu den Versuchen. Vers. 221: Krümmung ca. 20°. Vers. 226: Krümmung ca. 30°. Vers. 228: Krümmung ca. 10—20°. Vers. 230: Krümmung ca. 20°. Vers. 231: Krümmung ca. 20°, 2 Hypok. 60°. Nach Horizontalstellung der Achse geht die Krümmung zurück. Vers. 233: Bei Kombination der Stellungen + 85°, — 87° beträgt die Krümmung 20°; als dann + 14°, — 16° kombiniert wurden, ging die Krümmung zurück bis auf 10°.

Tabelle 13. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*.

Kombinierte Stellungen und geotropischer Erfolg. Temp. 23—28°.

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont		
5°	1°	½°
Versuch 237 ± 0°, — 10° kaum merkl. Krümmung 7 h		

(Fortsetzung der Tabelle.)

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont		
5°	1°	½°
	Versuch 238 + 16°, — 18° gerade! 17 h	
	Versuch 239 + 25°, — 27° gerade! 21 h	
	Versuch 240 + 41°, — 43° geringe Krümmung 6 h	
	Versuch 241 + 75°, — 77° ganz geringe Krümmung 6 h	
	Versuch 242 + 79°, — 81° Krümmung 4 h	
	Versuch 243 + 86°, — 88° Krümmung 1 h 25′	Versuch 244 + 87°, — 88° schwache Krümmung 2 h Versuch 245 + 88°, — 89° schwache Krümmung 3 h 30′

Bemerkungen zu den Versuchen: Vers. 238: Bei Kombination von + 16°, — 18° gerade, bei Kombination von + 86°, — 88° beträgt die Krümmung dann ca. 20°. Vers. 239: Bei Kombination der Stellungen + 25°, — 27° gerade, bei Kombination von + 75°, — 77° dann spurenweise Krümmung. Vers. 240: Krümmung ca. 20°. Vers. 242: Krümmung ca. 10°.

Man sieht aus den Tabellen, wie außerordentlich groß die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit der Keimlinge für verschiedene Stellungen sein kann. Noch ein Grad Differenz wird unter Umständen so empfunden, daß eine geotropische Krümmung im Sinne der bevorzugten Stellung eintritt. Ja, ich erhielt sogar noch eine, wenn auch nur sehr geringe, Reaktion, als ich die Rotationsachse um etwas weniger als $^1/_2$°, schätzungsweise um $^1/_4$°, gegen die Horizontale neigte, sodaß sich also die kombinierten Stellungen nur um etwa einen halben Grad von einander unterschieden! Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob für Winkel, die nur wenig von der Ruhelage abweichen, ein halber Grad Differenz annähernd die untere Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit ist. Es fehlten mir geeignete Apparate, die es erlaubt hätten, der Rotationsachse noch geringere Neigungen gegen den Horizont zu geben und sie genau zu messen.

Die Tabellen lassen weiter erkennen, nicht nur, daß die geotropische Krümmung geringer ausfällt, wenn man Stellungen kombiniert, die sich von der Horizontalen wenig unterscheiden, als wenn man solche Stellungen wählt, die mit der Ruhelage einen kleinen Winkel einschließen, sondern auch, daß die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit mit der Verkleinerung der Achsenneigung gegen den Horizont um so eher erreicht wird, je weniger die kombinierten Stellungen sich von der Horizontalen unterscheiden. So tritt an den Epikotylen von *Vicia Faba* die geotropische Krümmung, wenn die Achse um 2° geneigt wird, mitunter noch bei Kombination der Stellungen + 14° und — 18° ein; wird die Achse nur um 1° gesenkt, so erfolgt sie erst in den Lagen + 36° und — 38°, bei ½° Neigung in den Stellungen + 54° und — 55°. Ich glaube nicht, daß sehr viel zahlreichere Rotationsversuche, als ich durchgeführt habe, etwas wesentliches an diesen Zahlen ändern würden. Demnach beträgt in abgerundeten Werten bei *Vicia Faba*

die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit	10°,	6°,	4°,	2°,	1°,	½°,
wenn diejenige der beiden Stellungen, die den kleineren Winkel mit dem Horizonte bildet, von der Horizontalen abweicht um etwa .	0°,	8°,	15°,	35°,	50°,	85°.

Diese Zahlen lehren, daß die Unterschiedsempfindlichkeit mit der Vergrößerung der Ablenkungswinkel aus der Ruhelage immer geringer wird. Ob die Abnahme der Unterschiedsempfindlichkeit aber in der Weise stattfindet, wie es nach dem Weber-Fechnerschen Gesetze zu fordern wäre, läßt sich vorläufig nicht mit Sicherheit sagen. —

Eine Vergleichung der drei Tabellen 11, 12 und 13 ergibt, daß die Unterschiedsempfindlichkeit bei allen drei Versuchspflanzen annähernd gleich groß ist. Das schließt natürlich nicht aus, daß sich vielleicht andere Objekte ganz anders verhalten. Ich habe mit den Hypokotylen von *Helianthus* und mit den Epikotylen von *Phaseolus* absichtlich nicht so viele Versuche ausgeführt, wie mit den Epikotylen von *Vicia Faba*, weil bei ihnen die Unterschiedsempfindlichkeit ziemlich verschieden bei den verschiedenen Kulturen ist. Bei *Vicia Faba* dagegen sind die Schwankungen in der Unterschiedsempfindlichkeit recht gering. Die Ursachen für diese Unterschiede

habe ich nicht ermitteln können. Nur soviel ist nach meinen Beobachtungen sicher, daß die Unterschiedsempfindlichkeit erst mit einem gewissen Alter der Keimlinge ihren Maximalwert erreicht: 1—3 cm lange Epikotyle von *Vicia Faba* sind noch nicht so unterschiedsempfindlich wie 4—8 cm lange Keimlinge. Doch nimmt die Unterschiedsempfindlichkeit mit dem weiteren Wachstum nicht mehr zu. Die geringere Unterschiedsempfindlichkeit kleinerer Keimlinge ist auch der Grund, warum bei denjenigen Versuchen, die mit solchen Epikotylen begonnen werden, eine geotropische Krümmung oft erst nach vielen Stunden eintritt, nämlich erst dann, wenn die Pflanzen weiter herangewachsen sind. Deshalb darf auch auf die in den Tabellen 11—13 vermerkten Stundenzahlen, die den Eintritt der Krümmung angeben, bei der Beurteilung der Unterschiedsempfindlichkeit nicht allzu viel Wert gelegt werden.

Aus der Tatsache, daß bei Kombination solcher Stellungen, die von der normalen Ruhelage nur wenig abweichen, schon eine außerordentlich kleine Neigung der Rotationsachse genügt, um eine Krümmung auszulösen, ist für die Praxis die Folgerung zu ziehen, daß man, wenn bei der Klinostatenrotation an der horizontalen Achse und in senkrechter Ebene jede geotropische Krümmung ausgeschlossen werden soll, die Achse so genau wie nur irgend möglich horizontal stellen und die Pflanzen möglichst genau senkrecht an der Achse befestigen muß. Meine Erfahrungen machen auch die schon früher ausgesprochene (p. 266) Vermutung wahrscheinlich, daß Miß Pertz die Klinostatenachse nicht genau horizontal gestellt hatte, als sie bei der Rotation der um 45° gegen die Achse geneigten Grashalme geotropische Krümmungen erhielt. Verständlich wird es nun auch, daß Dutrochet (837, p. 43 ff.) in einem Versuche, in dem er die Achse um 1½° senkte, noch geotropische Krümmungen beobachtete. Dieser Versuch ist freilich wegen des unregelmäßigen Ganges des Uhrwerkes nicht ganz einwandfrei. Einige Versuche von Hofmeister (863, p. 113 ff.) mit 300 Umdrehungen in der Minute haben zu wenig Bedeutung, als daß ich sie hier zu besprechen brauchte.

Da die Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit nur für solche Winkel ermittelt wurde, die auf entgegengesetzten Seiten der Horizontalen liegen, so wird man nun die Frage aufwerfen müssen, ob diese Grenze auch gilt für solche Winkel, die auf derselben Seite von der Horizontalen liegen und um einen geringen Betrag von einander abweichen; ob es also zB. von einer orthotropen

Pflanze ebenso geotropisch empfunden wird, wenn sie aus der normalen Ruhelage um einen halben oder um einen Grad abgelenkt wird, wie sie es nach meinen Versuchen geotropisch empfindet, wenn die normale Ruhelage mit einer Stellung verglichen wird, die von der inversen Ruhelage um einen halben oder um einen Grad abweicht. Von vornherein ist es wahrscheinlich, daß das so ist, da ja nach meinen Erfahrungen gleiche Winkel unterhalb und oberhalb der Horizontalen sich hinsichtlich der geotropischen Erregungen nicht unterscheiden. Dafür spricht auch eine Angabe Czapeks (895, p. 295): „Sehr interessant ist die große Empfindlichkeit der Grasknoten gegen geringe Ablenkung aus ihren beiden senkrechten Gleichgewichtslagen, die es mit sich bringt, daß bereits eine Ablenkung von 1°, wenn auch erst sehr spät, eine geotropische Reaction inducirt.“ Nach meinen Beobachtungen über die Unterschiedsempfindlichkeiten dürften sich auch andere Objekte so verhalten.

Abschnitt VII.

Die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen.

Die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit läßt sich nicht nur für die verschiedenen Stellungen, sondern auch für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen, die an einem parallelotropen Organe auf entgegengesetzten Seiten in ein- und demselben Ablenkungswinkel aus der Ruhelage vorgenommen werden, ohne Schwierigkeiten durch Versuche ermitteln. Ich verwendete zu diesen Versuchen wiederum den intermittierenden Klinostaten, indem ich die „Zeitscheiben“ so gegeneinander verstellte, daß die Auslösung der Drehungen nicht nach gleichen Zeiten erfolgte, sondern daß die Exposition in der einen Stellung etwas länger dauerte als die in der anderen.

Daß auch die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen ziemlich groß sein werde, war schon nach den Versuchen, die ich im Abschnitte III mitgeteilt habe, zu erwarten. Ergab doch bei der Ermittlung des Verhältnisses der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln eine Verschiebung der Zeitscheiben um $^1/_{50}$ ihres

Umfanges gegeneinander noch einen bemerkbaren Unterschied in der Größe der Reaktion!

Um einen Einblick in diese Unterschiedsempfindlichkeit zu gewinnen, habe ich bei meinen Versuchen die Objekte zunächst in die optimale Reizlage ($\pm 0^0$) gebracht und auf Grund der eben mitgeteilten Erfahrungen die beiden entgegengerichteten Expositionen in dem Maße verschieden gewählt, daß die eine um $^1/_{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben länger dauerte als die andere und zwar bald so, daß eine geotropische Krümmung im Sinne der Klinostatenrotation, bald so, daß sie im entgegengesetzten Sinne erfolgen mußte. Das Ergebnis war, nebenbei bemerkt, stets durchaus gleich. Experimentiert wurde wieder mit Epikotylen von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus*, sowie mit Hypokotylen von *Helianthus annuus*. Die Keimlinge wurden so gerichtet, daß die Hauptnutationsebene senkrecht zu der Ebene der geotropischen Krümmung gerichtet war. Außerdem ließ ich die Pflanzen an der horizontalen Klinostatenachse in einer senkrechten Ebene, und nicht, wie es auch möglich gewesen wäre, um ihre Längsachse rotieren.

Die Ergebnisse meiner Versuche lassen sich etwa folgendermaßen zusammenfassen. Wählt man die optimale Reizlage und läßt man die Umdrehung der Klinostatenachse um sich selbst etwa 12 Minuten dauern, so treten, wenn sich die Expositionszeiten um $^1/_{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben unterscheiden, in den meisten, doch nicht in allen Kulturen, nach 3—4 Stunden an den Hypokotylen von *Helianthus*, nach 4—6 Stunden an den Epikotylen von *Vicia Faba* geotropische Krümmungen ein, die langsam ein wenig an Intensität zunehmen, aber meist sehr gering bleiben. Bei *Helianthus* betragen sie schließlich etwa 5—20^0, bei *Vicia Faba* selten mehr als 10^0, meist ca. 5^0. Schon daraus, daß die Krümmungen so gering bleiben, sowie auch daraus, daß sie, namentlich bei *Vicia Faba*, in manchen Kulturen mit größeren (4—8 cm langen) Epikotylen und in allen Kulturen mit ganz kleinen (1—3 cm langen) Epikotylen nicht eintreten, ist zu ersehen, daß mit einer Differenz der Expositionszeiten um $^1/_{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben, wenigstens bei *Vicia Faba*, annähernd die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit erreicht ist. Für *Helianthus* dürfte die Grenze ein wenig niedriger zu suchen sein. Leider gestattete es mein intermittierender Apparat nicht, die Zeitscheiben noch um weniger als um $^1/_{50}$ ihres Umfanges gegeneinander zu verschieben. An den Epikotylen von *Phaseolus*

traten bei denselben Versuchsbedingungen dagegen in einer größeren Anzahl von Versuchen niemals geotropische Krümmungen ein. An ihnen wurde eine, übrigens stets sehr unbedeutend bleibende, Reaktion erst dann beobachtet, wenn sich die Expositionszeiten um $^{2}/_{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben unterschieden.

Man sieht also, daß bei den drei Versuchspflanzen die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen verschieden ist, während bei ihnen die entsprechende Grenze für verschiedene Stellungen annähernd gleich war. Daraus wird man schließen können, daß beide Grenzen nicht in fester Beziehung zu einander stehen. Nicht unmöglich ist es nach diesen Erfolgen, daß bei anderen Pflanzen die Verschiedenheiten zwischen den Grenzen dieser Unterschiedsempfindlichkeiten noch weit größer sind.

Je größer man den Unterschied der Expositionszeiten bei den sonst gleichen Versuchsbedingungen macht ($^{2}/_{50}$, $^{3}/_{50}$, $^{4}/_{50}$ usw. des Umfanges der Zeitscheiben), um so eher tritt bei allen drei Versuchspflanzen die geotropische Krümmung ein, und um so größer wird ihr Betrag.

Wählt man bei den Versuchen nicht die optimale Reizlage, sondern andere Stellungen, die von der normalen Ruhelage um weniger als um 90^{0} abweichen, so bleibt die Intensität der Krümmungen auf jeden Fall geringer als bei Wahl der optimalen Reizlage und treten die Reaktionen oftmals auch später ein. Dementsprechend gehen die Krümmungen um einen gewissen Betrag zurück, wenn man in Versuchen, in denen die Pflanzen zunächst in der optimalen Reizlage gereizt worden waren, den Ablenkungswinkel aus der Ruhelage verkleinert. Solche Versuche habe ich in großer Zahl angestellt und dabei gesehen, daß die Verringerung der Krümmungen äußerst unbedeutend, vielfach unmerklich ist, wenn man die Versuchspflanzen aus der Stellung $\pm 0^{0}$ bis in die Stellungen $+45^{0}$ oder -45^{0} überführt, daß die Verkleinerung der Krümmung aber umso deutlicher wird, je mehr man sich aus den Stellungen $+45^{0}$, -45^{0} der normalen Ruhelage nähert. Diese Erscheinung findet ihre einfache Erklärung in der Tatsache, daß die geotropischen Erregungen annähernd wie die Sinus der Winkel abnehmen.

Mit der Verkleinerung des Ablenkungswinkels aus der normalen Ruhelage verringert sich aber nicht nur die Intensität der ein-

tretenden geotropischen Krümmungen, sondern es verschiebt sich damit auch die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der geotropischen Reizungen. Während bei einer Differenz der Expositionszeiten um $^1/_{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben an den Epikotylen von *Vicia Faba* eine sehr geringe geotropische Krümmung meist noch eintritt, wenn sie um 45^0 aus der Ruhelage abgelenkt werden, erfolgt eine solche nach meinen Beobachtungen nicht mehr bei einer Ablenkung um $20—24^0$. In diesen Stellungen unterbleibt sie aber auch dann noch, wenn die Expositionszeiten um $^3/_{50}$ des Zeitscheibenumfanges verschieden sind. Bei genauerer Untersuchung würde sich wohl sicher herausstellen, daß auch bei dem Verhältnis zwischen Unterschiedsempfindlichkeitsgrenze und Ablenkungswinkel der Sinuswert des Winkels von ausschlaggebender Bedeutung ist. Diese Frage schien mir nicht wichtig genug, um sie eingehender zu verfolgen. Zudem würden zu einer exakten Entscheidung außerordentlich viele Versuche notwendig gewesen sein, da die Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen weit größeren Schwankungen unterworfen zu sein scheint als diejenige für verschiedene Stellungen. —

Die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit ist in der optimalen Reizlage und bei einer Rotationsgeschwindigkeit von 12 Minuten bei den Epikotylen von *Vicia Faba* und bei den Hypokotylen von *Helianthus annuus*, wie wir gesehen haben, nahezu erreicht, wenn sich die Expositionszeiten um $^1/_{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben unterscheiden. Daraus ergibt sich, daß die Differenz der Expositionszeiten, die notwendig ist, um gerade noch eine geotropische Krümmung einzuleiten, nahezu betragen muß $\frac{12 \times 60}{50}$ $= 14{,}4$ Sekunden. Die Exposition in der einen Lage dauerte $6 \times 60 - 7{,}2 = 352{,}8$ Sekunden, die in der anderen, bevorzugten, Lage $6 \times 60 + 7{,}2 = 367{,}2$ Sek. Demnach ist bei 12 Minuten Umlaufszeit der Klinostatenachse die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen in der Horizontallage nahezu dann erreicht, wenn die Expositionszeiten um 4 Sekunden auf 100 Sekunden differieren. Bei den Epikotylen von *Phaseolus* wird dagegen bei einer solchen Differenz eine geotropische Reaktion nicht mehr ausgelöst.

Es ist nun aber die wichtige Frage aufzuwerfen, ob diese Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit sich nicht vielleicht mit

einer Variation der Rotationsgeschwindigkeit des Klinostaten, d. h. also mit der Variation der Einzeldauer der Expositionen verändert. Diese Frage ist nach den Ergebnissen einer größeren Versuchsreihe, die ich durchgeführt habe, durchaus zu verneinen. Auf die Intensität der geotropischen Krümmungen sowohl wie auch auf die Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit hat es keinerlei Einfluß, ob die Rotationsgeschwindigkeit des Klinostaten 26, 12, 6 Minuten oder nur 50 Sekunden beträgt. Um diese Tatsache so einwandfrei wie möglich sicherzustellen, habe ich die Versuchsobjekte an der horizontalen Klinostatenachse nicht nur in der vertikalen Ebene (und zwar so, daß die zu erwartende geotropische Krümmung sowohl in der Richtung der Drehung als auch in entgegengesetzter Richtung eintreten mußte), sondern auch um ihre eigene Längsachse rotieren lassen. Die Versuchspflanzen wurden zunächst längere Zeit bei einer mittleren Rotationsgeschwindigkeit des Klinostaten intermittierend auf entgegengesetzten Seiten der Schwerewirkung ausgesetzt, hierauf wurde die Umlaufszeit entsprechend verkleinert oder vergrößert. Zuvor eingetretene geotropische Krümmungen wurden durch Stäbchen markiert, die in die Erde der Versuchstöpfe festgesteckt wurden. Eine weitere Vergrößerung der Umlaufszeit über 26 Minuten hinaus war mir mit meinem Klinostaten nicht möglich.

Aus meinen Versuchen geht also hervor, daß nicht nur für 360 Sekunden Expositionszeit die Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit 4 Sekunden auf 100 Sekunden beträgt, sondern auch zB. für 25 Sekunden Einzelexpositionszeit. Während die Expositionszeiten bei 360 Sekunden Einzelexposition differieren müssen um 14,4 Sekunden, brauchen sie also bei 25 Sekunden Einzelexposition nur um 1 Sekunde verschieden zu sein, damit gerade noch eine geotropische Krümmung eintritt; allgemein gesagt: Das Verhältnis der Unterschiedsempfindlichkeitsgrenze zu der Expositionszeit ist durchaus konstant, nämlich etwa 4 : 100, wenigstens für Expositionszeiten, die weniger als 780 Sek. betragen[1]). Damit scheint aber für die Unterschiedsempfindlich-

---

1) Mit allem Vorbehalt läßt sich dieser Satz etwa folgendermaßen formulieren: Wenn Jz die geotropische Erregung ist, die in der Expositionszeit z erfolgt und J'z die (Jz gleiche) unter demselben Neigungswinkel erfolgende, aber von entgegengesetzter Seite induzierte Erregung in der gleichen Zeit z, so ist:

$$(J_z - J'_{z - z \cdot 4/100}) : z = K \text{ (Konstante)}.$$

keitsgrenze oder die „zeitliche Unterschiedsschwelle" das Weber-Fechnersche Gesetz als gültig erwiesen zu sein.

Man sieht aus meinen Beobachtungen, wie außerordentlich fein die geotropischen Erregungen bei ein- und demselben Ablenkungswinkel abgestimmt sind selbst auf sehr kleine Differenzen der Expositionszeiten: so hat ja zB. die Erregung, die bei einer Einzelexposition von 26 Sekunden eintritt, schon einen ganz anderen Wert als die bei einer solchen von 25 Sekunden. Da aber zweifellos auch noch Differenzen der entgegengerichteten Erregungen, die unterhalb der Unterschiedsempfindlichkeitsgrenze liegen, als verschieden empfunden werden, wenn auch die Verschiedenheiten nicht mehr groß genug sind, um eine geotropische Reaktion einzuleiten, so dürften wohl in unserem Falle noch Bruchteile einer Sekunde genügen, um den Erregungen einen verschiedenen Wert zu geben. Ob dies aber auch für wesentlich längere Expositionszeiten zutrifft, läßt sich aus meinen Versuchen nicht entnehmen. Jedenfalls müssen mit der Vergrößerung der Expositionszeiten die Differenzen dieser Zeiten entsprechend dem Werte der Konstanten immer größer werden, wenn die Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit erreicht werden soll. Leider stand mir kein Apparat zur Verfügung, um zu prüfen, ob die Konstante auch für sehr große Expositionszeiten, etwa von 20—60 Minuten Dauer, noch gültig ist. Solche Versuche würden sich mit dem neuen, dreiachsigen Klinostaten von Pfeffer in Verbindung mit meinem intermittierenden Ansatzstücke ohne Schwierigkeit durchführen lassen. Weiterhin bleibt die interessante Frage unentschieden, ob bei äußerst kleinen Expositionszeiten von 1—2 Sekunden Dauer das Verhältnis ebenfalls noch dieselbe Konstanz besitzt oder ob alsdann die Differenzen der Erregungen zu klein sind, um noch von der Pflanze wahrgenommen zu werden, mit anderen Worten, ob es eine untere Grenze für die Differenzwahrnehmung gibt. Diese Frage wird wegen störender Einflüsse mancher Faktoren bei der Versuchsanordnung nur schwierig zu entscheiden sein.

Abschnitt VIII.

Reaktionsintensität und Erregungsintensität.

Einige Beobachtungen, die ich zum Teil schon in früheren Abschnitten meiner Arbeit mitgeteilt habe, nötigen mich, hier auf die Beziehungen zwischen Reaktionsintensität und Erregungsintensität

näher einzugehen, da sie einerseits einen gewissen Einblick in manche Teile des geotropischen Reizprozesses gestatten, andererseits aber zu großer Vorsicht mahnen, wenn man den Versuch macht, die geotropischen Vorgänge eingehender zu analysieren.

Im zweiten Abschnitte habe ich gezeigt, daß kein Unterschied in der Intensität der geotropischen Nachwirkungen wahrzunehmen ist, wenn man von zwei Kulturen, die bei gleicher Ablenkung aus der Ruhelage gleich reaktionsfähig sind, unter Verhinderung der Krümmung die eine etwa eine Stunde in der Stellung + 45° oder — 45°, die andere ebenso lange Zeit in der horizontalen Lage der Schwerewirkung aussetzt. Wie ist diese Tatsache zu erklären? Man könnte zunächst daran denken, daß bei einer solchen, weit länger als die Präsentationszeit dauernden Exposition sowohl in den Stellungen + 45° und — 45°, als auch in der Horizontallage die überhaupt denkbar größte Erregung eingetreten ist und daß diese Erregungen sich nicht mehr von einander unterscheiden. Einer solchen Annahme würde die Tatsache günstig sein, daß erfahrungsgemäß Erregungen nur bis zu einem Maximalwert gesteigert werden können. Wäre diese Annahme richtig, so würde also die Gleichheit der Reaktionen zurückzuführen sein auf die Gleichheit der Erregungen. Es wäre aber auch möglich, daß trotz Ungleichheit der Erregungen die geotropischen Reaktionen gleich wären. Denn es ist denkbar, daß bei einer bestimmten Größe der Erregung der Maximaleffekt der Reaktion eintritt und daß durch weitere Steigerung der Erregung die Reaktionsintensität nicht mehr verstärkt werden kann. Nun muß ja zwar von vornherein darauf hingewiesen werden, daß, selbst abgesehen von den Ungleichheiten in der Reaktionsintensität der bei einem Versuche verwendeten Einzelpflanzen, die Messung und die Vergleichung der Reaktionsgrößen nur in ziemlich roher Weise geschehen kann und daß also sogar dann, wenn Versuchs- und Kontrollpflanzen genau gleicher Größe verglichen werden, ganz geringe Unterschiede in der Krümmungsintensität dem Auge entgehen könnten. Diese Tatsache ändert aber an der Fragestellung nichts. Sie kann nämlich allgemeiner in folgende Form gebracht werden: Sind immer Gleichheit oder kleine Unterschiede in der Reaktionsintensität ein Ausdruck für die Gleichheit oder für kleine Unterschiede in den Erregungen?

Diese Frage muß entschieden verneint werden. Ich greife auf die schon erwähnte Tatsache zurück, daß bei einer

Expositionszeit von 1—2 Stunden sich dann keine Unterschiede in der Reaktionsintensität wahrnehmen lassen, wenn die Pflanzen in den Lagen + 45°, — 45° oder ± 0° der Schwerewirkung ausgesetzt waren. Wäre hier die Gleichheit der Reaktionen tatsächlich der Ausdruck für die Gleichheit der Erregungen, so müßte eine Krümmung ausbleiben, wenn man entsprechende Versuchspflanzen intermittierend von entgegengesetzten Seiten fortgesetzt gleich lange Zeiten (etwa eine Stunde) abwechselnd in den Stellungen ± 0° und — 45° (bezw. + 45°) geotropisch reizt. Dies ist nun aber, wie ich schon im II. Abschnitte mitgeteilt habe, durchaus nicht der Fall. Es tritt vielmehr in solchen Versuchen, selbst bei einstündiger Dauer der Einzelexpositionen, stets noch eine ausgesprochene Krümmung im Sinne der Horizontalen ein. Bei den Epikotylen von *Vicia Faba*, bei denen die Reaktionszeit etwas länger als eine Stunde dauert, war es nicht nötig, die Krümmung während der Exposition zu verhindern, wohl aber bei den anderen Pflanzen (Hypokotyle von *Helianthus* und Epikotyle von *Phaseolus*). Der Erfolg wurde aus der Nachwirkung am Klinostaten erschlossen. Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß die Erregung, die bei einstündiger Exposition in der Horizontallage eintritt, noch immer größer ist als diejenige in der Stellung ± 45°.

Hat nun aber, wenn auch die Erregungen noch nicht gleich geworden sind, vielleicht eine Annäherung in der Größe der Erregungen gegenüber einer kürzeren Dauer der Einzelexpositionen stattgefunden? Zur Entscheidung dieser Frage habe ich durch einige Versuche ermittelt, in welchem Verhältnisse bei einstündiger Dauer der Einzelexpositionen die Erregungen in den verschiedenen Stellungen zu einander stehen müssen, damit keine geotropische Krümmung im Sinne einer der beiden Lagen eintritt. Ich habe dabei gefunden, daß das Verhältnis genau das gleiche ist wie bei beliebig kürzerer Exposition, nämlich daß es noch immer dem Sinusverhältnisse der Ablenkungswinkel entspricht. Daraus geht aber hervor, daß die Erregungen verschieden sind, obwohl sie annähernd die gleiche Reaktion auslösen.

Ebenso beweisen andere Versuche von mir, daß tatsächlich sehr verschiedene Erregungen Krümmungen zur Folge haben können, die sich nicht oder nur wenig von einander unterscheiden. Im II. Abschnitte habe ich nämlich gezeigt, daß es bei den meisten Versuchspflanzen für die Intensität der Krümmungen nur wenig ausmacht, ob man die Pflanzen horizontal legt, oder ob man sie

an der gesenkten Achse des Klinostaten so rotieren läßt, daß die Stellungen $\pm 0^0$ und -45^0 kombiniert sind. Obwohl also in den letzteren Versuchen eine sehr starke Erregung in der Lage -45^0 der Erregung in der Horizontalen entgegengewirkt hat, ist gleichwohl die Reaktion mit nur wenig verminderter Intensität eingetreten! Aus allen diesen Tatsachen muß man schließen: Gleiche oder annähernd gleiche Reaktionen sind möglich bei sehr verschiedener Größe der Erregungen. Gleiche oder annähernd gleiche Reaktionen lassen also keinen Schluß zu auf Gleichheit oder geringe Verschiedenheit der Erregungen.

Natürlich ist es möglich, daß bei einer anderen Intensität der Massenbeschleunigung, etwa einer geringeren, die Unterschiede der Erregungen in den Stellungen $\pm 0^0$ und $\pm 45^0$ sich selbst bei den von mir geprüften Pflanzen in einem Unterschiede der Reaktionen geltend machen. Daß die Reaktionen unter dem Einflusse der Schwerkraft in den Stellungen $\pm 0^0$ und $\pm 45^0$ nicht nur bei verhältnismäßig großen, sondern auch schon bei kleinen Erregungen gleich werden, habe ich aus einer Reihe von Versuchen gesehen, in denen die Pflanzen nicht eine Stunde lang, sondern nur wenig über die Präsentationszeit, 10—25 Minuten lang, der Schwerewirkung in den verschiedenen Stellungen ausgesetzt wurden. Solche Versuche habe ich mit *Vicia Faba*, *Phaseolus* und *Helianthus* ausgeführt. Selbstverständlich wird man damit zu rechnen haben, daß es auch Versuchsobjekte gibt, die auf verhältnismäßig kleine Erregungen in den entsprechenden Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage mit verschieden intensiven Krümmungen antworten.

Man muß sich nun weiter fragen, ob man nicht auf die Größe der Erregung einen Schluß ziehen kann aus der Schnelligkeit, mit der die Krümmungen durch Autotropismus wieder ausgeglichen werden. Man könnte ja daran denken, daß von zwei gleich intensiven Reaktionen, von denen der einen aber eine größere Erregung entspricht als der anderen, die erste langsamer ausklingt als die zweite, weil ihr eben eine größere Erregung vorausgegangen ist. Aber auch dafür habe ich in meinen Versuchen durchaus keinen Anhaltspunkt finden können. Vielmehr habe ich beobachtet, daß bei allen Versuchen, in denen Pflanzen 1—2 Stunden in der Lage $\pm 0^0$ oder in der Lage -45^0 der Schwerewirkung exponiert wurden, der Ausgleich der Krümmungen annähernd gleichzeitig stattfand. Czapeks Angabe, daß die Nachwirkung am längsten bei einer

Ablenkung um 135° aus der Ruhelage anhält (898, p. 194), kann ich nicht bestätigen. Demnach ist auch aus dem autotropischen Ausgleiche der Nachwirkungen ein Schluß auf die Größe der Erregungen nicht immer möglich.

Aus den bisherigen Erörterungen dieses Abschnittes geht also hervor, daß weder die Winkelgröße, noch der Ausgleich der Nachwirkung, noch die Schnelligkeit des Reaktionsbeginnes, auch bei sonst gleichen Außenbedingungen, uns ein Maß geben für die Intensität der Erregungen. Wenn auch verschiedene Winkelgrößen der Nachwirkungen sowie eine verschiedene Schnelligkeit im Beginne der Reizreaktionen uns erlauben, auf eine Verschiedenheit der Erregungen zu schließen, so ist doch aus der Gleichheit aller dieser Vorgänge ein Schluß auf die Gleichheit der Erregungen unberechtigt. Aus diesem Grunde ist auch aus der Kurve, welche nach Czapek (898, p. 186 ff.) an dem Maße der Reaktionszeit und an dem Maße der maximalen Winkelgrößen der Krümmungen die Abhängigkeit der Erregungsintensität von der Reizdauer angeben soll, über die Größe der Erregungsintensitäten vor allem in dem linken, aufsteigenden Schenkel nichts bestimmtes zu entnehmen. Die Kurve gibt vielmehr nur an, in welcher Weise die Reaktionszeiten und die maximalen Winkelgrößen der Krümmungen von der Reizdauer abhängig sind.

Man ist sonach genötigt, streng zu scheiden zwischen Erregungsvorgängen und Reaktionsvorgängen. Der Erregungsvorgang bedingt zwar die Reaktion, die Intensität der Reaktion ist aber kein unbedingter Ausdruck für die Größe der Erregung. So, wie man diejenige Intensität des Reizanlasses, die den maximalen Betrag der Reizung — eine nicht weiter zu steigernde Empfindung — auslöst, als Reizhöhe bezeichnet, so könnte man den maximalen Betrag der Erregung, über den hinaus eine Steigerung nicht mehr möglich ist, Erregungshöhe und den maximalen Betrag der Reaktion Reaktionshöhe nennen. Die Reaktionshöhe tritt, wie aus meinen Versuchen hervorgeht, schon bei einer Erregung ein, die noch längst nicht der Erregungshöhe entspricht. Infolgedessen sind das Anwachsen der Reaktionsintensitäten und das Anwachsen der Erregungsintensitäten durchaus nicht proportional. Sie sind es ebensowenig, wie Abklingen der Erregung und Abklingen der Reaktion sich irgendwie zu entsprechen brauchen. Man muß nun fragen: Worin besteht die Erregung und worin bestehen die Reaktionsvorgänge? Mit dieser Frage begeben wir uns

auf ein noch äußerst dunkles Gebiet. Man wird sich vorläufig damit begnügen müssen, zu sagen: Die Erregung ist die durch den Reizanlaß ausgelöste Änderung des Gleichgewichtszustandes im Plasma; die Reaktionsvorgänge umfassen alle diejenigen, durch die Erregung veranlaßten Veränderungen im Plasmakörper, die direkt auf die Hervorrufung der sichtbaren Reaktion hinarbeiten. Wie beide Gruppen von Vorgängen im Plasma verteilt sind, ob sie sich durchdringen oder ob sie nebeneinander herlaufen, das entzieht sich zunächst jeder Beurteilung. Jedenfalls läßt sich auf Grund von Beobachtungen, die ich später mitteilen werde, so viel sagen, daß die auf die Reaktion hinarbeitenden Vorgänge schon nach der Auslösung einer kleinen Erregung beginnen, ehe der Reizanlaß solange, wie die Präsentationszeit der Reaktion währt, auf die Pflanze eingewirkt hat.

Welche Anhaltspunkte bleiben nun, um einen Einblick in die relative Größe der Erregungen zu gewinnen? Zunächst wird man stets dann auf eine Ungleichheit der Erregungen schließen können, wenn die Reaktionen ungleich sind in bezug auf Beginn, Intensität oder Ausklingen. Sind dagegen die Reaktionen annähernd gleich, so kann man dann mit großer Sicherheit auf eine verhältnismäßig große Gleichheit der Erregungen schließen, wenn die betreffenden Reizungen, auf entgegengesetzten Seiten der Pflanze erteilt, keine Krümmung einleiten; auf eine verhältnismäßig geringe Verschiedenheit, wenn die Reizungen sich auf entgegengesetzten Seiten der Pflanze so entgegenwirken, daß nur eine sehr geringe Krümmung erfolgt. Denn ich habe gezeigt, daß schon sehr geringe Differenzen in der Größe der Erregungen eine Krümmung zur Folge haben. Freilich wird man bei allen den Versuchen, in denen man zur Beurteilung der Intensität der Erregungen ein Pflanzenorgan auf entgegengesetzten Seiten reizt, zu beachten haben, ob die Reizungen gleichzeitig oder nacheinander erfolgten, da dies für den Erfolg nicht gleichgültig zu sein braucht. Auch ist in Betracht zu ziehen, daß zwei Impulse, die gleichzeitig oder nacheinander auf entgegengesetzten Seiten erteilt werden, in vielen Fällen ganz neue Reaktionen, zB. eine Änderung des Gleichgewichtszustandes, einleiten können, die das Ziel der Untersuchung möglicherweise mehr oder weniger verschleiern.

Alle diese Erörterungen gelten natürlicherweise zunächst nur für solche Erregungen, die quantitativ, aber nicht qualitativ verschieden sind. Dies wird oft nicht leicht zu entscheiden sein,

auch dann nicht, wenn als Folgen der beiden zu vergleichenden Erregungen nicht zwei verschiedenartige Reaktionen, etwa eine geotropische und eine heliotropische Krümmung, sondern beide Male gleichartige Reaktionen, zB. geotropische Krümmungen, eintreten. Dies gilt zB. für geotropische Erregungen, die in verschiedenen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage erfolgen. Von ihnen ist es nicht leicht mit Sicherheit zu sagen, ob sie nur quantitativ oder, wie ich glaube annehmen zu dürfen, auch qualitativ verschieden sind. Sind aber zwei Erregungen nicht nur nach ihrer Quantität, sondern auch nach ihrer Qualität verschieden, so hängt eben der Reaktionserfolg nicht nur von der Quantität, sondern auch von der Qualität der Erregung ab. So ist es denkbar, daß zB. durch eine verhältnismäßig geringe heliotropische Erregung ein größerer Effekt erzielt wird als durch eine sehr große geotropische Erregung, und zwar schon deshalb, weil von der verschiedenen Größe des Reizanlasses nicht nur die Empfindlichkeit, sondern auch die Reaktionsfähigkeit in weiten Grenzen abhängig ist. Doch wird es auch dann, wenn zunächst eine Entscheidung darüber unmöglich ist, ob Erregungen qualitativ verschieden sind, in vielen Fällen vorläufig erlaubt sein, diese Erregungen miteinander zu vergleichen, dadurch, daß man die Pflanze auf entgegengesetzten Seiten reizt und zusieht, ob die angestrebten Krümmungen sich aufheben oder ob eine Krümmung im Sinne der einen Reizung eintritt. Man wird dann diejenigen Erregungen gleich nennen können, die sich in ihrer krümmenden Wirkung aufheben, ungleich diejenigen, bei denen die eine die andere an krümmender Wirkung übertrifft. Selbstverständlich wäre es auch sehr interessant, in gleicher Weise solche tropistische Erregungen auf ihre krümmende Wirkung zu vergleichen, die mit Sicherheit qualitativ verschieden sind. Doch brauche ich darauf und die dabei anzuwendenden Vorsichtsmaßregeln nicht einzugehen.

Die Erörterungen der letzten Seiten werden bei der Analyse aller Reizvorgänge zu beachten sein, wenn es darauf ankommt, von der relativen Intensität der Erregungen eine Anschauung zu gewinnen. —

Ich bin in diesem Abschnitte von der Tatsache ausgegangen, daß bei einstündiger Ablenkung aus der Ruhelage um 45° oder um 90° Krümmungen von annähernd gleicher Intensität eintreten. Gleichwohl sind, wie ich gezeigt habe, die Erregungen verschieden. Es ist nun die Frage aufzuwerfen, ob die Maximalerregung, die in

der Stellung $+45^0$ möglich ist, nicht doch den gleichen Wert erreichen kann wie die Maximalerregung in der optimalen Reizlage, wenn man die Reizursache nur genügend lange wirken läßt, oder ob auch bei maximaler Reizung, ein- und dieselbe Intensität der Massenbeschleunigung vorausgesetzt, die Erregungen einen Unterschied bei entsprechender Vergleichung erkennen lassen. Ich glaube, darauf geben schon meine mitgeteilten Versuche eine Antwort. Ich habe beobachtet, daß bei der intermittierenden Reizung die Dauer der Einzelexpositionen durchaus keinen Einfluß hat auf das Verhältnis der Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln. Dieses Verhältnis bleibt, zB. für die Stellungen $\pm 0^0$ und $\pm 45^0$, ein und dasselbe, ob nun die Einzelexpositionen 3 Minuten dauern oder 12 Minuten oder gar eine Stunde. Nun ist es freilich bei der intermittierenden Reizung möglich, daß für den Effekt bei dem Gegeneinanderwirken der Impulse nicht die Einzelimpulse in Betracht kommen, sondern die Summe aller Einzelimpulse. Deshalb habe ich einige Versuche so angestellt, daß intermittierend abwechselnd in den Stellungen $\pm 0^0$ und -45^0 24—36 Stunden lang gereizt wurde, andere dagegen so, daß die intermittierende Reizung nur eine halbe oder eine Stunde dauerte und dann die intermittierende Rotation in die gleichmäßige verwandelt wurde. In beiden Versuchsreihen war der Erfolg gleich: die Krümmungen blieben, abgesehen von Nutationen, aus, während schon nach verhältnismäßig kurzer Zeit Krümmungen eintraten, wenn nun statt des Verhältnisses der Expositionszeiten 0,7 : 1 die Expositionszeiten gleich gemacht oder sonst verändert wurden. Mag also der Erfolg meiner Versuche mit intermittierender Reizung aufgefaßt werden wie er wolle — so, daß die Einzelreizungen in Betracht kommen oder die summierten Impulse —, so ist aus dem Erfolge stets derselbe Schluß zu ziehen: Für kurze und lange Expositionszeiten bleibt das Verhältnis der Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln stets gleich. Die längste Dauer meiner Einzelexpositionen betrug eine, manchmal auch anderthalb Stunden. Eine weitere Verlängerung schien mir wegen der Störungen, die durch die eintretende und an ihrer Ausführung zu hemmende Krümmung erfolgen können, nicht tunlich. Ist somit also auch nicht exakt erwiesen, daß selbst für sehr große Expositionszeiten das Verhältnis der Erregungen gleich bleibt, so ist es doch im höchsten Maße wahrscheinlich, weil es innerhalb der experimentell geprüften Grenzen bis zu anderthalb Stunden Einzelexposition nicht die

geringste nachweisbare Verschiebung erfährt. Es scheint mir also berechtigt, den Schluß zu ziehen, daß die Erregungen in den Stellungen $\pm 0^0$ und $\pm 45^0$ stets verschieden bleiben und niemals, selbst bei noch so langer Dauer der Einzelexpositionen, gleich werden. Somit wäre die Erregungsgröße stets eine Funktion der Größe des Ablenkungswinkels. Ein solcher Schluß läßt sich auch für beliebige andere Ablenkungswinkel aus der Ruhelage als $\pm 45^0$ ziehen.

Abschnitt IX.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

I.

Eine neue Methode der Klinostatendrehung erlaubt es, bei der Rotation ganz beliebige Stellungen miteinander zu kombinieren: Man hebt oder senkt die Klinostatenachse um einen Winkel gegen die Horizontale, der gleich ist der halben Summe derjenigen beiden Winkel, welche die gewünschten Stellungen mit der Horizontalen bilden sollen; alsdann bringt man das Kulturgefäß so an der Achse um einen bestimmten Winkel gegen sie geneigt an, daß die Pflanzen sich in der einen der gewünschten Stellungen befinden. — Weiter habe ich ein intermittierendes Ansatzstück zum Pfefferschen Klinostaten beschrieben, an dem sich in sehr mannigfachen Abänderungen Versuche mit intermittierender geotropischer oder heliotropischer usw. Reizung ausführen lassen.

II.

Mit beiden Methoden war es leicht, in exakter Weise zu zeigen, daß die optimale Reizlage nicht, wie neuerdings von verschiedenen Seiten behauptet wurde, durch einen Ablenkungswinkel von 135^0 aus der normalen Ruhelage gegeben ist, sondern daß die Horizontale die optimale Reizlage ist. Eine Ausnahme fand ich nicht. Auch gibt es keinen Anhaltspunkt dafür, daß sich die optimale Reizlage etwa mit den Versuchsbedingungen verändern könnte. Die Untersuchungsmethoden der früheren Forscher erwiesen sich zumeist als unzulänglich.

III.

Daß die Horizontale die optimale Reizlage der parallelotropen Pflanzenteile ist, konnte ich auch dadurch zeigen, daß ich das Ver-

hältnis der Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage ermittelte. Dasselbe stimmt mit großer Annäherung mit dem Verhältnisse der Sinus dieser Winkel überein. Doch nehmen etwa vom Ablenkungswinkel 30° an mit der Verkleinerung dieses Winkels die Intensitäten der Erregung etwas schneller als die Sinuswerte ab.

IV.

Meine Versuche an der schräg gestellten Klinostatenachse lassen keinen Zweifel darüber, daß die Pflanzen selbst bei sehr schneller und gleichmäßiger Rotation auf dem Klinostaten geotropisch gereizt werden. Damit hat die Sachssche Auffassung der Klinostatenwirkung eine exakte Bestätigung gefunden. Übrigens sind auch einige Versuche von Dutrochet, die in neuerer Zeit gänzlich unbeachtet geblieben sind, in dieser Hinsicht beweiskräftig.

V.

Meine Versuche zeigen ferner, daß die Perzeptionszeit für den Schwerereiz außerordentlich klein ist. Eine geotropische Krümmung tritt auch noch an Pflanzen ein, die mit $^2/_3$—1 Sekunde Umlaufszeit an der schräg gestellten Klinostatenachse rotiert werden. Daraus geht hervor, daß noch minimale Bruchteile einer Sekunde zur Perzeption genügen. Ferner ließ sich zeigen, daß durchaus keine Proportionalität besteht zwischen Perzeptionszeit und Reaktionszeit. Auch bei Grashalmen genügen sehr kurze Zeiträume zur erfolgreichen Wahrnehmung.

VI.

Die geotropische Unterschiedsschwelle für verschiedene Stellungen ist unabhängig von der Zeitdauer der Einzelreizungen, dagegen verschieden für verschiedene Ablenkungswinkel. Sie ist um so kleiner, je weniger die Pflanzen aus der normalen Ruhelage abgelenkt werden. Während bei ganz geringer Ablenkung aus der Ruhelage (um 2—5°) schon eine Differenz der Stellungen um $^1/_2$° genügt, um eine geotropische Krümmung zu erzielen, wenn man intermittierend auf genau entgegengesetzten Seiten reizt, müssen bei einer Ablenkung aus der Ruhelage um 85—90° die Stellungen mindestens um 10° von einander verschieden sein, wenn ein geotropischer Erfolg wahrnehmbar werden soll. Daraus ergibt sich für die Praxis die Folgerung, daß man bei der Rotation in senk-

rechter Ebene um die horizontale Achse nur dann jede geotropische Krümmung am Klinostaten ausschließen kann, wenn man die Achse so genau wie irgend möglich horizontal stellt.

VII.

Das Verhältnis der zeitlichen Unterschiedsschwelle zur Expositionszeit ist für ein- und denselben Ablenkungswinkel konstant. Es beträgt bei den Hypokotylen von *Vicia Faba* in der optimalen Reizlage etwa 4 : 100, wenigstens für Expositionszeiten, die kürzer dauern als 780 Sekunden. Daraus ist zu ersehen, daß das Weber-Fechnersche Gesetz für die zeitlichen Unterschiedsschwellen Gültigkeit besitzt. Die Größe der Konstanten, die, wie gesagt, unabhängig ist von der Größe der Expositionszeit, verändert sich mit der Variation des Ablenkungswinkels, und zwar scheinen für den Betrag der Veränderung der Konstanten die Sinuswerte der Winkel maßgebend zu sein.

VIII.

Gleiche oder annähernd gleiche Reaktionen sind möglich bei sehr verschiedener Größe der Erregungen. Gleiche oder annähernd gleiche Reaktionen lassen also keinen Schluß zu auf die Gleichheit oder geringe Verschiedenheit der Erregungen. Weder die Größe der erreichbaren Nachwirkung, noch die Schnelligkeit des Reaktionsbeginnes, noch der Ablauf der Nachwirkung geben uns ein sicheres Maß für die Intensität der Erregung. Man muß sonach streng scheiden zwischen Erregungsvorgängen und zwischen Reaktionsvorgängen. Die geotropische „Reaktionshöhe" tritt schon bei einer Erregung ein, die noch längst nicht ihrem Höhenwerte entspricht.

Es scheint mir ferner berechtigt, aus einer Reihe von Versuchen den Schluß zu ziehen, daß die geotropischen Erregungen in den Stellungen $\pm 0^0$ und $\pm 45^0$ bei jeder beliebigen Dauer der Expositionen, Gleichheit derselben für beide Stellungen vorausgesetzt, stets verschieden bleiben und niemals, selbst bei noch so langer Expositionsdauer, gleich werden. Somit wäre die Intensität der Erregung stets eine Funktion des Ablenkungswinkels. Das spricht dafür, daß die Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden sind.

Tübingen, Botanisches Institut, 20. September 1904.

Literatur-Verzeichnis

zu Teil I.

902. Brzobohatý, K. O vlivu polohy orgánů rostlinných na velikost geotropického podráždění (Abhandlgn. der böhmischen Akademie, Jahrg. XI, II. Kl., 1902).

895. Czapek, F. Untersuchungen über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895, p. 243 ff.).

895a. —. Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzenteile (Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 104, Abt. I, 1895, p. 1197 ff.).

895b. —. Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus (ebda. p. 337 ff.).

898. —. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 175 ff.).

901. —. Über den Vorgang der geotropischen Reizperzeption in der Wurzelspitze (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 19, 1901, Generalversammlungsheft, p. 116 ff.).

902. —. Stoffwechselprozesse in der geotropisch gereizten Wurzelspitze und in phototropisch gereizten Organen (ebda. Bd. 20, 1902, p. 464 ff.).

903. —. Stoffwechselprozesse bei hydrotropischer und phototropischer Reizung (ebda. Bd. 21, 1903, p. 243 ff.).

881. Darwin, Ch. Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von V. Carus. Stuttgart 1881.

888. Darwin, F., und Bateson, A. On a method of studying geotropism. (Annals of Botany, Bd. II, 1888/89, p. 65 ff.).

892. Darwin, F., und Pertz, D. F. M. On the artificial production of rhythm in plants (ebda. Bd. VI, 1892, p. 245 ff.).

899. Darwin, F. On geotropism and the localization of the sensitive region (ebda. Bd. XIII, 1899, p. 567 ff.).

903. Darwin, F., und Pertz, D. F. M. On the artificial production of rhythm in plants (ebda. Bd. XVII, 1903, p. 93 ff.).

837. Dutrochet, M. H. Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, Bd. II, Paris 1837.

883. Elfving, Fr. Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen (Acta societat. scientiar. Fennicae, Bd. 12, 1883, p. 25 ff.).

903. Haberlandt, G. Zur Statolithentheorie des Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, p. 447 ff.).

863. Hofmeister, W. Über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzenteilen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. III, 1863, p. 77 ff.).

902. Jost, L. Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze (Biolog. Centralblatt, Bd. XXII, 1902, p. 161 ff.).

904. —. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena 1904.

902. Massart, J. Sur l'irritabilité des plantes supérieures (Mém. couronnés et autres Mémoires publ. par l'Acad. roy. de Belgique, Bd. 62, 1902, Sep.-Abdr.).

902. Němec, B. Referat über Brzobohatý, Über den Einfluß der Richtung der Pflanzenorgane auf die Größe der geotropischen Reizung (Botan. Zentralblatt, Bd. 90, 1902, p. 617).

892. Noll, F. Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.

893. Noll, F. Eine neue Methode der Untersuchung auf Epinastie (Flora, Bd. 77, 1893, p. 357 ff.).
900. —. Über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV. p. 457 ff.).
902. —. Zur Kontroverse über den Geotropismus (Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. 20, 1902, p. 403 ff.).
899. Pertz, D. F. M. On the gravitation stimulus in relation to position (Annals of botany, Bd. 13, 1899, p. 620).
900. Pfeffer, W. Die Anwendung des Projektionsapparates zur Demonstration von Lebensvorgängen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV, 1900, p. 711 ff.).
904. —. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904, Bd. II.
903. Richter, O. Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 21, 1903, p. 180 ff.).
899. Rothert, W. Referat über Wachtel, M. Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln (Botan. Ztg., Bd. 57, 1899, p. 227 ff.).
879. Sachs, J. Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile (Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg, Bd. II, p. 226 ff.).
879b. —. Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens (ebda. Bd. II, 1882, p. 209 ff.).
900. Stone, G. E. Geotropic experiments (Botanical Gazette, Bd. 29, 1900, p. 136).
899. Wachtel, M. Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln (russisch, vergl. Rothert, 899).
882. Wiesner, J. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, Teil II (Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 43, 1882, p. 1 ff.).

Inhalt
des vorliegenden 2. Heftes, Band XLI.

Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang.

Teil II.

Weitere Erfolge mit der intermittierenden Reizung.

Von

Hans Fitting.

Abschnitt X.

Das Abklingen geotropischer Erregungen und die Relaxationszeit.

Bei einer eingehenden Analyse der geotropischen Reizerscheinungen drängen sich einem noch eine ganze Anzahl wichtiger Fragestellungen auf, deren Bearbeitung, von anderer Seite z. T. noch garnicht, z. T. nur lückenhaft begonnen, für eine weitere Vertiefung unserer Einsicht in den Reizvorgang wünschenswert erscheint. Bekanntlich bleibt eine Erregung, die sich als Folge einer geotropischen Reizung einstellt, nicht dauernd bestehen, sondern klingt nach einer gewissen Zeit wieder völlig aus. Es wäre von hohem Interesse, für eine Anzahl verschieden großer Erregungen zu ermitteln, wie groß diese „Abklangszeit" ist, und welches Verhältnis besteht zwischen ihr und der Zeitdauer, während deren der Reizanlaß wirksam war. Es fehlt uns aber vorläufig jedes Mittel, um auch nur mit einiger Exaktheit diese Zeitdauer des völligen Abklingens von Erregungen zu bestimmen, da wir einen direkten Indikator für eine Erregung nicht besitzen.

Freilich könnte man meinen, daß man in der autotropischen Ausgleichsbewegung einer Krümmung ein Maß besäße, um das Ausklingen der Erregungen zu beurteilen. Demgegenüber ist aber hervorzuheben, daß wir garnichts darüber wissen, ob der autotrope Ausgleich dem Abklingen der Erregung entspricht. Es ist sehr wohl möglich, daß die durch den Reizanlaß ausgelöste Erregung schon vor dem Beginne der autotropischen Ausgleichsbewegung

wieder völlig ausgeklungen ist; ebenso ist es denkbar, daß sie zwar erst während dieser Bewegung, aber schon vor deren Beendigung abklingt, oder schließlich, daß sie, wenigstens in geringem Maße, länger dauert als der Ausgleich der Krümmung. Denn die Ausgleichsbewegung, die durch Rektipetalität oder Autotropismus bedingt wird, ist zunächst die Folge der Reaktion und könnte sehr wohl ganz unabhängig von dem Abklingen der Erregung einsetzen und ablaufen. Ob freilich die Rückkrümmung tatsächlich so unabhängig ist von dem Verlöschen der Erregung, ist eine Frage, die sich vorläufig nicht entscheiden läßt.

Ebensowenig aber läßt sich bei solchen Reizungen, die länger gedauert haben als die Präsentationszeit, aus der Dauer der Befähigung zu einer Nachkrümmung ein Schluß ziehen auf das Abklingen der Erregung. Bekanntlich hat ein Pflanzenorgan, wenn es längere Zeit mechanisch an der Ausführung einer Reizkrümmung gehindert wird, die Befähigung, während einer je nach der Dauer der Reizung verschieden langen Zeit eine Nachwirkungskrümmung auszuführen, wenn man das mechanische Hemmnis entfernt. Die Länge der Zeit, innerhalb deren eine solche Nachwirkung möglich ist, hängt zum Teil ab von der Intensität der Erregung, kann deshalb innerhalb gewisser Grenzen als Maß derselben benutzt werden. Dagegen darf sie nicht ohne weiteres, wie es von Czapek (898, p. 182) geschieht, als Maß für die Abklangszeit der Erregung verwendet werden, aus ganz ähnlichen Gründen, wie diejenigen, die vorhin schon vorgebracht wurden. Bei einem Pflanzenorgane, das an der Ausführung einer Krümmung mechanisch gehindert wird, unterbleibt nämlich die Reizreaktion nicht: sie macht sich, da die Krümmung nicht ausgeführt werden kann, geltend in dem Auftreten eines Krümmungsbestrebens, das sofort durch eine Schnellbewegung in eine Krümmung umgesetzt wird, wenn man das Hemmnis entfernt. Für den Geotropismus hatte dies schon Hofmeister (860, p. 183) nachgewiesen. Wenn also nach Beseitigung der Hemmung eine Nachwirkung eintritt, so ist das zunächst nur ein Beweis dafür, daß durch Autotropismus das Krümmungsbestreben noch nicht wieder völlig ausgeglichen ist, aber nicht dafür, daß die Erregung noch nicht ausgeklungen ist. In der Tat könnte ebenso wie bei einer reell ausgeführten Reizkrümmung, so auch bei der Ausbildung des Krümmungsbestrebens die Erregung schon längst völlig ausgeklungen sein, ehe die autotrope Ausgleichsbewegung abgelaufen ist, die doch eben möglicherweise von den

durch die Reizreaktion bewirkten Veränderungen des Organs abhängt. Wissen wir doch, daß die autotrope Bewegung nicht von dem Ausgleiche einer tropistischen Erregung direkt abhängig zu sein braucht, da sie sich auch bei mechanisch aufgezwungenen Krümmungen einstellt! Daß die Nachwirkungskrümmung nicht einfach die Folge des schon vorhandenen Krümmungsbestrebens sei, sondern eine erst nach der Befreiung aus der Zwangslage auftretende und von dem bestehenden Krümmungsbestreben völlig unabhängige neue Reaktion, die bewirkt werde durch eine noch bestehende geotropische Erregung, dafür fehlt jede Spur eines Beweises. Diese Annahme ist nach meinen Ausführungen jedenfalls sehr unwahrscheinlich. Aus allen diesen Gründen kann aus der Impressionszeit Czapeks, d. h. derjenigen Zeit, während deren „nach Aufhören der Thätigkeit des physikalischen Reizes jeder Zeit noch eine nachträglich erfolgende Reizreaction auf denselben früheren Reiz beliebig ausgelöst werden kann" (898, p. 182), nichts für das Abklingen der Erregung entnommen werden.

Auch aus den Ergebnissen anderer Versuche wird man vorläufig kaum imstande sein, sichere Schlüsse auf die Zeit zu ziehen, die zum Abklingen der Erregung nötig ist. Man könnte sich nämlich die Frage vorlegen: Wie lange Zeit dauert es, bis eine geotropische Erregung, die als Folge einer Reizung von kürzerer als Präsentationszeitdauer erfolgt, so weit ausklingt, daß bei intermittierender Wiederholung gleicher Reizungen eine geotropische Krümmung nicht mehr eintritt? oder richtiger: Wie schnell müssen intermittierende, geotropische Reizungen, die kürzere Zeit als die Präsentationszeit dauern, aufeinander folgen, damit durch Summation gerade noch eine geotropische Krümmung zustande kommt? Die zweite Fassung ist richtiger, weil aus der Summation der auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge nicht ohne weiteres auf eine Summation der Erregungen geschlossen werden darf. Denn eine solche Summation der Reaktionsvorgänge ist auch möglich, wenn in den Ruhepausen die Erregungen wieder völlig verlöschen. Das ist für solche Einzelreizungen, die länger dauern als die Präsentationszeit, leicht einzusehen. Nehmen wir einmal an, daß die Erregungen früher als der autotropische Ausgleich der geotropischen Reaktionen ausklingen. Nehmen wir weiter an, daß die Reizung in der optimalen Reizlage erfolgt ist und daß die Pflanze nach dem Erlöschen der Erregung, aber ehe die Rückkrümmung völlig beendigt ist, nochmals in derselben Lage und ebenso lange wie das erste

Mal gereizt wird, so kann die zweite Reaktion die erste an Intensität übertreffen, eine entsprechende dritte die zweite usw., und zwar deshalb, weil, wie ich in den Abschnitten II und VIII gezeigt habe, die Reaktion selbst dann noch annähernd mit gleicher Intensität ausgelöst wird, wenn die Stellungen, in denen gereizt wird und von denen die eine die optimale Reizlage sein soll, um 45° von einander abweichen. Wird aber bei der zweiten Reizung wieder die gleiche Reaktion ausgelöst wie bei der ersten, so wird sich die neue Krümmung zu dem von der ersten Reaktion noch bestehenden Rest addieren, also stärker werden können als die erste. Was hier für Reizungen ausgeführt wurde, die länger dauern als die Präsentationszeit, gilt aber möglicherweise auch für solche, die kürzer dauern. Denn ich werde in einem späteren Abschnitte meiner Arbeit zeigen, daß offenbar schon durch die kürzesten Reizungen die auf die Reaktionen hinzielenden Vorgänge ausgelöst werden. Die eben erörterten Möglichkeiten müssen aber umso mehr berücksichtigt werden, als durchs Experiment eine Entscheidung vor der Hand unmöglich ist. Eine solche ist auch nicht mit Hilfe von Analogieschlüssen nach anderen Reizvorgängen möglich, da das Verhältnis zwischen Abklingen der Erregung und Abklingen der Reaktion bei den verschiedenen Reizerscheinungen ganz verschieden sein könnte. Die Annahme, daß die Ausgleichsvorgänge selbst das Abklingen der Erregung darstellen, ist natürlich auch nur eine von vielen Möglichkeiten, deren Richtigkeit sich vorläufig nicht mit Sicherheit beweisen läßt.

Ist sonach vor der Hand eine Einsicht in das Abklingen der geotropischen Erregungen durchaus unmöglich, so wird doch vielleicht eine solche dadurch gefördert werden können, daß man die Zeitdauer ermittelt, die nötig ist, bis die durch eine Reizung von kürzerer Dauer als die Präsentationszeit ausgelösten und auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge nach Beseitigung des Reizanlasses gerade so weit ausklingen, daß bei intermittierender Wiederholung gleicher Reizungen eine geotropische Krümmung nicht mehr eintritt. Ich will diese Zeit als die Relaxationszeit[1]) der Reizung bezeichnen. Ihre Kenntnis wird auch bei der Analyse anderer Teile des Reizvorganges von Wichtigkeit sein.

1) Dieser Terminus scheint mir zur Kürzung der Darstellung geboten, so wenig zweckmäßig auch sonst eine Bereicherung unseres terminologischen Wortschatzes in der Reizphysiologie sein mag. Der Begriff „Relaxationszeit" hat manche Ähnlichkeit mit Czapeks „Impressionszeit". Da Czapek, wenn ich ihn recht verstehe, das Adjektivum

In der Literatur liegen nur wenige Angaben vor, die sich zu einer Beurteilung der Relaxationszeit verwenden lassen. Czapek, der sich mit dem Ausgleiche geotropischer Reizvorgänge beschäftigt hat (895, p. 308 ff.), sagt nur über die Impressionszeit von Erregungen, die durch Reizungen von längerer Dauer als die Präsentationszeit ausgelöst sind, folgendes (898, p. 188): „Je länger wir reizen, desto längere Zeit nimmt die Krümmung an den befreiten Wurzeln auf dem Klinostaten zu, erreicht immer größere Winkel und wird immer schwieriger ausgeglichen. Es muß nach diesen Ergebnissen die Erregungsintensität mit zunehmender Reizdauer sich außerdem in einem Wachsen der Impressionszeit, d. h. einem vermehrten Nachhalten der Erregung äußern. Das Maximum der Impressionszeit wird bei Lupinenwurzeln bereits durch 4stündige Reizung erreicht.“ Wachtel erhielt, wie ich aus dem Referate Rotherts (899, p. 231 ff.) ersehe, noch geotropische Krümmungen, als er Wurzeln (welcher Pflanze?) in folgenden Kombinationen abwechselnd am Klinostaten rotieren und in horizontaler Lage ruhen ließ: I. 30 Minuten Drehung, 30 Minuten Ruhe; II. 15 und 15 Minuten; III. 7 1/2 und 7 1/2 Minuten; IV. 7 1/2 Minuten Drehung, 3 1/2 Minuten Ruhe; V. 7 1/2 Minuten und 2 Minuten; VI. 30 Minuten und 5 Minuten. Noll (900, p. 462 ff.) beobachtete geotropische Krümmungen nach 2—2 1/2 Stunden, als er Senfkeimlinge abwechselnd je 10 Minuten horizontal legte und je 30 Minuten in die normale Ruhelage brachte; nach 3 Stunden, wenn er die Keimlinge je 5 Minuten umlegte und je 25 Minuten aufrichtete. Jost (902, p. 175) erzielte positive Ergebnisse bei

Reizung	Ruhe	Pflanze
3′ 30″	3′ 30″	Linsenwurzel, Kresse-Keimstengel,
6′	12′	Linsenwurzel,
5′	15′	Linsenwurzel,
5′	15′	*Avena*, Kotyledonen,
2′	6′	Linsenwurzel,
50″	2′ 30″	Linsenwurzel.

„impressibel“ in ganz anderem Sinne gebraucht (898, p. 203) (impressibel = „durch seine Eigenschaft im Stande sein, die Reizung wahrzunehmen“), so kann ich den Ausdruck „Impressionszeit“ für nicht sehr glücklich halten. Die Zeit, die nötig ist, bis eine Erregung völlig abklingt, könnte man als die Extinktionszeit der Erregung bezeichnen, in Anlehnung an den Ausdruck „Extinktionsvorgänge“, dessen sich Noll (902, p. 409) bedient.

Der zuletzt angeführte Versuch gelang nicht immer und blieb „nach noch kürzerer Exposition immer ohne Erfolg“. Josts Methode war die gleiche wie die Nolls. Über weitere Versuche Josts berichtet Noll (902, p. 408 ff.): „Prof. Jost hatte die Güte mir brieflich mitzutheilen, daß bei seinen Versuchen mit Linsenwurzeln (50 Sekunden Horizontalreizung, 150 Sekunden Verticalruhe, oder 2 Minuten Reizung und 6 Minuten Ruhe) gute Krümmungen in 3 Stunden eingetreten waren. Er machte mich bei dieser Gelegenheit noch darauf aufmerksam, daß er bei wiederholten Versuchen mit 5 Minuten Reizung und 25 Minuten Ruhe, abweichend von einem meiner diesbezüglichen Versuchsergebnisse, keine Krümmung erzielen konnte. Als Ergebnis seiner bisherigen, noch nicht abgeschlossenen Erfahrungen glaubt er annehmen zu sollen, daß das Verhältnis von Reizdauer und Ruhedauer bei den Versuchen nicht 1 : 2 oder 1 : 3 überschreiten dürfte. Bei 1 : 4 oder 1 : 5 seien ihm keine Versuche gelungen. Seiner Meinung nach käme übrigens die Anzahl der Wiederholungen und die Dauer der Ruhezeiten dabei sehr in Betracht.“ Noll fügt p. 409 hinzu: „Dies ist . . . durchaus zutreffend.“ —

Mein intermittierender Klinostat erlaubt es, mit großer Genauigkeit den Zeitraum zu ermitteln, der bei den verschiedensten Objekten zwischen den aufeinander folgenden Einzelreizungen liegen muß, damit sich die Impulse gerade noch zu einer geotropischen Krümmung summieren. Daß die Relaxationszeit bei verschiedenen Objekten verschieden sein wird, ist von vornherein anzunehmen. Da es mir auf eine solche, extensive, Behandlung des Problems aber nicht ankam, so habe ich mich zunächst wieder auf die drei Versuchsobjekte beschränkt, mit denen ich durch meine sonstigen Versuche am meisten vertraut geworden war, nämlich auf die Epikotyle von *Vicia Faba* und *Phaseolus*, sowie auf die Hypokotyle von *Helianthus annuus*. Zuerst habe ich in der Weise gearbeitet, daß die Pflanzen in der Horizontalstellung gereizt wurden und daß sie zwischen je zwei Reizungen in der normalen Ruhelage verweilten. Diese Methode, deren sich auch Noll und Jost bedient haben, ist für manche Zwecke, namentlich zur Bestimmung der endgültigen Reaktionsgröße, ungeeignet, weil nach dem Beginne der geotropischen Reaktion durch die Entfernung der Sproß- oder Wurzelspitze aus der normalen Ruhelage eine Ausgleichung der geotropischen Krümmung durch eine neue geotropische Reizung der Gegenseite angestrebt wird. Weitaus zweckmäßiger ist es deshalb,

die Pflanzen zwischen den Einzelreizungen am Klinostaten rotieren zu lassen, wie es zB. schon Wachtel getan hat. Die erstere Methode hatte den Vorzug, daß ich mit ihr ohne Schwierigkeiten an meinem intermittierenden Klinostaten arbeiten konnte. Doch habe ich an diesem Apparate auch eine Anzahl Versuche nach der letzteren Methode in der Weise angestellt, daß während der entsprechenden Zeiten die intermittierende in die gleichmäßige Rotation umgewandelt wurde. Ich habe mich davon überzeugt, daß es auf die Relaxationszeit keinerlei Einfluß hat, ob die erstere oder die letztere Methode verwendet wird. So habe ich mich denn bei den weiteren Versuchen der ersteren Methode bedient. Die Versuchspflanzen verhielten sich dabei folgendermaßen: Nach einiger Zeit begann die Krümmung (falls die Relaxationszeit noch nicht erreicht war). Sie schritt mehr oder weniger schnell bis zu einem gewissen Grade fort. Dann setzte als Folge der geotropischen Reizung der Gegenseite eine Gegenreaktion ein, welche die Krümmung, namentlich an den Spitzen der Versuchsobjekte, wieder etwas verringerte. Wurde die intermittierende Reizung lange Zeit fortgesetzt, so verschob sich das Maximum der geotropischen Krümmung nach der Basis der Versuchspflanzen bis zu den ausgewachsenen Stengelteilen, während sich in den übrigen Teilen des Sprosses die Krümmung ausglich. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in den folgenden Tabellen zusammengestellt. + bedeutet, daß eine geotropische Krümmung eintrat, —, daß eine Krümmung nicht erfolgte. Die Zeitangabe in Klammern deutet den Zeitraum an, der zwischen Reizungsbeginn und Anfang der Krümmung verstrich, die Zeitangabe daneben die Umdrehungszeit des Klinostaten. Die Temperatur betrug bei allen Versuchen 22—26°. Die Einzelreizungen in der optimalen Reizlage waren bei den gewählten Umdrehungsgeschwindigkeiten des intermittierenden Klinostaten stets kürzer als die Präsentationszeiten bei kontinuierlicher Reizung.

Tabelle 14. Epikotyle von *Vicia Faba*, 3—6 cm lang.
Versuche 246—262.

Verhältnis der Reizdauer zur Ruhezeit				
1 : 5	1 : 7	1 : 11	1 : 16	1 : 23
246. + (1 h 20′) 12′ 247. + (1 h 30′) 12′	249. + (3 h) 12′ 250. + (3 h) 12′	251. + (6 h 30′) 12′ (ganz schwache Krümmung!)	256. — (13 h) 24′ 257. — (13 h) 24′	261. — (14 h) 24′ 262. — (16 h) 24′

(Fortsetzung der Tabelle.)

Verhältnis der Reizdauer zur Ruhezeit				
1 : 5	1 : 7	1 : 11	1 : 16	1 : 23
248. + (1 h 15′) 12′		252. + (3 h 30′) 12′ (Krümmung bleibt dauernd sehr gering!) 253. + (5 h) 12′ (ganz geringe Krümmung!) 254. + (?) 24′ 255. + (?) 24′ (ganz geringe Krümmung!)	258. — (12 h) 24′ dann — (10 h) 12′ 259. — (16 h) 24′ 260. — (24 h) 24′	

Tabelle 15. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*, 3—6 cm lang. Versuche 263—282.

Verhältnis der Reizdauer zur Ruhezeit				
1 : 5	1 : 7	1 : 11	1 : 16	1 : 23
263. + (1 h 15′) 12′ 264. — (4 h) 12′ 265. + (1 h 30′) 12 266. + (1 h 15′) 12′ 267. — (12 h) 24′ 268. + (1 h 20′) 24′	269. + (1 h 15′) 12′ 270. + (3 h) 12′ 271. + (2 h) 12′ 272. + (3 h) 12′	273. + (3 h) 12′ (ganz geringe Krümmung!) 274. + (5 h) 12′ (ganz geringe Krümmung!) 275. + (4 h) 12′ (ganz geringe Krümmung!)	276. — (13 h) 24′ 277. — (14 h) 24′ 278. — (16 h) 24′ 279. — (12 h) erst 12′, dann 24′	280. — (14 h) 24′ 281. — (16 h) 24′ 282. — (12 h) 12′

Tabelle 16. Hypokotyle von *Helianthus annuus*, 2—5 cm lang. Versuche 283—301.

Verhältnis der Reizdauer zur Ruhezeit				
1 : 5	1 : 7	1 : 11	1 : 16	1 : 23
283. + (1 h 05′) 12′ 284. + (1 h 15′) 12′ 285. + (1 h 05′) 12′ 286. + (1 h) 12′	287. + (2 h) 24′ 288. + (2 h) 12′ 289. + (1 h 45′) 12′ 290. + (2 h 15′) 12′	291. — (6 h) 12′ 292. + (2 h 30′) 12′ 293. + (?) 24′, dann 12′ 294. + (4 h) 12′	295. — (13 h) 24′ 296. — (13 h) 24′ 297. — (14 h) 24′ 298. — (16 h) 24′	299. — (24 h) erst 12′, dann 24′ 300. — (14 h) 24′ 301. — (12 h) 24′

Man sieht aus diesen Tabellen, daß meine Versuche bei allen drei Versuchspflanzen wesentlich dieselben Ergebnisse gehabt haben. Eine bleibende geotropische Krümmung war noch nachweisbar, wenn sich das Verhältnis zwischen Ruhepausen und Reizdauer schon sehr weit zuungunsten der Reizdauer verschoben hatte. Verhielt sich die Ruhezeit zur Reizdauer wie 5 : 1, so begann die Reaktion sogar noch annähernd so zeitig wie bei kontinuierlicher Reizung; erst wenn die Ruhepausen noch weiter zuungunsten der Reizdauer vergrößert wurden, trat allmählich eine ausgesprochene Verzögerung des Krümmungsbeginns ein. Diese Beobachtungen stehen übrigens durchaus im Einklang mit anderen, über die ich in einem späteren Abschnitte berichten werde. Eine geotropische Nachwirkung war selbst dann noch zu erzielen, wenn das Verhältnis zwischen Ruhezeit und Reizzeit 11 : 1 betrug; freilich blieb die Krümmung alsdann dauernd außerordentlich gering. Daraus wie auch aus dem späten Eintritte der Reaktion wird man schließen können, daß das Verhältnis 11 : 1 mit großer Annäherung dasjenige ist, bei dem die geotropische Nachwirkung bei meinen Versuchspflanzen eben beginnt. Dementsprechend habe ich bei dem Verhältnisse 16 : 1 niemals mehr einen Erfolg beobachtet. Mit großer Wahrscheinlichkeit wird man sonach als das eigentliche Grenzverhältnis 12 : 1 oder 13 : 1 bezeichnen dürfen, wenn es mir auch mit meinem — älteren — Modelle des intermittierenden Klinostaten, das mir allein zur Verfügung stand, nicht möglich war, diese Annahme exakt zu beweisen. Daß sich nicht alle Kulturen, die ich geprüft habe, völlig gleich verhielten, kann nicht wundernehmen. Namentlich bei *Phaseolus* habe ich mehrfach solche beobachtet, bei denen die Pflanzen schon dann keine geotropische Nachwirkung mehr zeigten, wenn sich die Reizzeiten zu den Ruhezeiten wie 1 : 5 verhielten. Es ist mir nicht gelungen, die Ursachen dieser Abweichungen festzustellen. Lediglich in dem verschiedenen Alter der Keimlinge können sie jedenfalls nicht gesucht werden, obwohl sich leicht nachweisen läßt, daß auch das Alter einen großen Einfluß darauf hat, bei welcher Länge der Ruhepausen eine Nachwirkung nicht mehr eintritt. Sehr kleine, junge Keimlinge lassen bei der Vergrößerung der Ruhezeiten früher keine solche mehr erkennen als etwas ältere.

Vergleicht man nun meine Beobachtungen mit denen von Jost und Noll, so sieht man, daß ich an meinen Versuchspflanzen das Verhältnis zwischen Ruhepausen und Reizzeiten noch viel weiter zuungunsten der Reizzeiten habe verändern können, ohne daß die

geotropische Krümmung ausblieb, als es diesen Forschern bei den ihrigen gelungen ist. Jost erhielt bei Linsenwurzeln keine Krümmung mehr, wenn sich die Ruhepausen zu den Reizzeiten wie 5 : 1, Noll bei Senfkeimlingen, wenn sie sich wie 7 : 1 verhielten. Um mir ein eigenes Urteil zu bilden, habe ich einige Versuche mit Epikotylen und Wurzeln der Linse, sowie mit Keimlingen von *Sinapis alba* und *arvensis* angestellt. Ich erhielt stets geotropische Krümmungen, wenn sich die Reizzeiten zu den Ruhepausen verhielten wie 1 : 2,5. Verhielten sie sich wie 1 : 3, so konnte ich in vielen Kulturen keine Reaktionen mehr erzielen. Bei einigen wenigen Senfkeimlingen (*S. alba* und *arvensis*) beobachtete ich noch Krümmungen bei einem Verhältnisse von 1 : 5 und 1 : 7, bei einigen wenigen Linsenkeimlingen und -wurzeln bei einem solchen von 1 : 5. Die individuellen Verschiedenheiten und die Differenzen im geotropischen Verhalten zwischen den einzelnen Kulturen sind also bei diesen Pflanzen weit größer als bei *Phaseolus*, *Vicia* und *Helianthus*. Man sieht aus diesen Versuchen, daß die Relaxationszeit bei verschiedenen Pflanzenspezies verschieden ist. Dies kann nicht wundernehmen, da wir ja wissen, daß auch die Präsentationszeiten und die Reaktionszeiten recht verschieden sein können. Es ist freilich nicht leicht zu ermitteln, ob die beobachteten Verschiedenheiten in der Größe der Relaxationszeiten auf Verschiedenheiten in der spezifischen Befähigung zurückgeführt werden müssen, oder ob sie darauf beruhen, daß die Kulturbedingungen für die einen Pflanzenarten zuträglicher sind als für die anderen. So könnten zB. die Laboratoriumsluft infolge Verunreinigung mit Leuchtgas und auch andere Einflüsse auf die geotropische Empfindlichkeit von *Sinapis* und *Lens* in höherem Maße einwirken als auf *Vicia* und *Helianthus*. Nicht unmöglich ist es auch, daß für die Empfindlichkeit der Keimlinge solche Einflüsse von Bedeutung sind, die auf die Mutterpflanze eingewirkt haben. Bei den Wurzeln ist außerdem wohl zu beachten, daß die Versuche mit ihnen nicht in ihrem natürlichen Medium, sondern in feuchter Luft, die erfahrungsgemäß mit der Zeit nachteilig auf ihre geotropische Reaktionsfähigkeit einwirkt, ausgeführt wurden. Mit solchen Schädigungen mag es denn auch zusammenhängen, daß ich an Wurzeln von *Vicia Faba*-Keimlingen im Gegensatze zu den Epikotylen keine geotropischen Krümmungen mehr beobachten konnte, wenn sich die Ruhepausen zu den Reizzeiten verhielten wie 5 : 1 und daß auch bei einem Verhältnisse von 3 : 1 nur wenige Wurzeln ausgesprochen geotropisch reagierten.

Vielleicht gelingt es später, wenn erst der Einfluß der Außenbedingungen auf die geotropische Sensibilität und auf die Relaxationszeit näher untersucht ist, die Relaxationszeit auch bei *Sinapis*, *Lens* und *Vicia Faba*-Wurzeln zu verlängern. —

Viel wichtiger als die Frage, wie groß die Relaxationszeit der Reizungen sei, scheint mir nun aber eine andere Frage, die bisher so gut wie garnicht untersucht worden ist: Welchen Einfluß hat die Zeitdauer der Einzelreizungen auf die Relaxationszeit? Ist die Relaxationszeit bei langer Zeitdauer der Einzelexpositionen nicht vielleicht verhältnismäßig wesentlich länger als bei kurzer Einzelreizung? Wir wissen bisher nur, daß mit der Vergrößerung der Erregungsintensität, d. h. mit zunehmender Reizdauer über die Präsentationszeit hinaus, der autotropische Ausgleich der Krümmung verzögert und immer später beendigt wird.

Ich habe, um die aufgeworfene Frage zu untersuchen, eine größere Anzahl von Versuchen, wiederum mit *Phaseolus*, *Vicia* und *Helianthus*, angestellt. Die Rotationsgeschwindigkeit der Achse meines intermittierenden Klinostaten wurde dabei von 50 Sekunden bis 12 Minuten variiert und zwar in der Weise, daß ein- und dieselben Pflanzen zunächst bei langsamer, dann bei sehr schneller Rotation untersucht wurden. Irgend eine, auch nur geringe Veränderung der Relaxationszeiten habe ich bei allen diesen Versuchen niemals beobachten können: So sehr auch die Dauer der Einzelexpositionen verändert werden mochte, so blieb das Verhältnis der Ruhepausen zu der Reizdauer, bei dem gerade noch eine geotropische Nachwirkung eintrat, stets gleich.

Man kann nun den Begriff der Relaxationszeit, der ja zunächst nur für Einzelreizungen von kürzerer Dauer als die Präsentationszeit gebildet war, auch auf solche Einzelreizungen ausdehnen, die ebenso lange oder länger dauern als die Präsentationszeit. Man wird alsdann nach meinen früheren Ausführungen (vgl. p. 334) die Relaxationszeit zu definieren haben als die Zeitdauer, die nötig ist, bis die auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge, bezw. die Reaktionsvorgänge selbst, die durch eine Reizung von gleicher oder längerer Dauer als die Präsentationszeit ausgelöst werden, so weit ausklingen, daß bei intermittierender Wiederholung gleicher Reizungen die geotropische Krümmung nicht dauernd verstärkt wird. Ebenso wie man die Relaxationszeiten bei Reizungen von kürzerer und bei Reizungen von längerer Dauer, als die Präsentationszeit beträgt, miteinander vergleichen kann, so kann man auch die Intensitäten

der Krümmungen miteinander vergleichen, die bei anderen Verhältnissen zwischen Ruhepausen und Einzelexpositionen sich einstellen, wenn die Einzelreizungen einmal kürzer, dann länger dauern als die Präsentationszeit. Leider konnte ich alle diese Fragestellungen nicht in dem gewünschten Maße experimentell erledigen, da mein intermittierender Klinostat nicht mit der „6 Stundenachse" (vgl. p. 239) ausgestattet war, sondern nur eine Verlangsamung der Rotationsgeschwindigkeit bis zu 28—30 Minuten zuließ. Die Versuche, die ich anstellen konnte, haben daher nur orientierenden Wert und müßten an dem intermittierenden Apparate, der an dem 3achsigen Pfefferschen Klinostaten anzubringen wäre, weiter fortgesetzt werden. Bei einigen Keimlingen von *Phaseolus*, *Vicia*, *Sinapis* und *Lens* schienen bei ein- und demselben Verhältnisse der Ruhepausen zu den Einzelreizungen die Krümmungen völlig unverändert zu bleiben, mochten die Einzelexpositionen nun kürzer oder wenig länger dauern als die Präsentationszeit. Ob ähnliches für die Relaxationszeit gilt, bleibt zunächst ungewiß[1]).

---

1) Nachträgl. Anmerkung. In der vorläufigen Mitteilung über meine Untersuchungen (904) sagte ich auf p. 370: Das „Verhältnis der Relaxationszeit zur Reizzeit bleibt bei jeder beliebigen Dauer der Einzelexpositionen unverändert". Dieser Satz findet seine Stütze nur in jenen Beobachtungen, die von mir bei Einzelexpositionen von kürzerer als Präsentationszeitdauer über die Relaxationszeiten gemacht worden sind. Die folgende Angabe: „Es ist nun bemerkenswert, daß es nach meinen Beobachtungen mit großer Annäherung das gleiche ist, wie das zwischen der Reizzeit und der autotropischen Ausgleichszeit einer Krümmung, die durch eine kontinuierliche Reizung von der Dauer der Präsentationszeit ausgelöst wird" beruht auf einem Irrtume, der in erster Linie durch einen falschen Ansatz der Berechnung entstanden ist. Diese Angabe läßt sich nach neueren Beobachtungen nicht aufrecht erhalten, ebenso verliert der an jener Stelle aus ihr gezogene Schluß an Bedeutung. Die „autotropische Ausgleichszeit", als welche bei diesen Versuchen nur die Zeit zwischen Beendigung der Reizung und Beendigung des Krümmungsausgleiches in Betracht kommen kann, ist wesentlich länger, als sie sein dürfte, wenn ihr Verhältnis zur Reizzeit demjenigen zwischen Relaxationszeit und Reizzeit entsprechen sollte. Falls die Relaxationszeit bei Einzelexpositionen von kürzerer als Präsentationszeitdauer das Ausklingen der unsichtbaren, auf die Krümmung hinzielenden reaktiven Prozesse angibt, was ich nach wie vor als das wahrscheinlichste glaube ansehen zu müssen, so ist jenes Mißverhältnis durchaus begreiflich: Denn die eintretende Krümmung ist ein neues Glied der reaktiven Prozesse, das zu seinem Ausgleich sehr wohl längere Zeit brauchen kann als jene unsichtbaren reaktiven Vorgänge, die auf die Krümmung hinzielen. Diese Möglichkeit wird schon durch den Hinweis einleuchten, daß eine geotropische Krümmung dauernd bestehen bleiben kann, während die Vorgänge, welche die Krümmung einleiteten, wieder völlig ausklingen. Aus diesen Gründen ist es mir auch ungewiß, ob eine eingehendere Untersuchung der Relaxationszeiten, als sie mit meinen Hilfsmitteln möglich war, lehren wird, daß das Verhältnis zwischen Relaxations-

Bei den bisherigen Versuchen wurde immer nur die optimale Reizlage berücksichtigt. Es fragt sich nun, wie groß die Relaxationszeit bei Reizung in anderen Ablenkungswinkeln ist. Eine Anzahl von Pflanzen wurde zunächst bei einem bestimmten Verhältnisse zwischen Ruhepausen und Reizzeiten in der optimalen Reizlage intermittierend gereizt, hierauf, nachdem die Krümmung ihren Maximalwert angenommen hatte, nach Verkleinerung des Ablenkungswinkels in einer anderen Stellung, schließlich wiederum in der Horizontallage intermittierend gereizt. Der Erfolg war stets der, daß mit der Verkleinerung des Ablenkungswinkels die Krümmung abnahm, eventuell bis zur völligen Geradestreckung der Pflanzen. Diese Abnahme der Reaktion ist bei der Verkleinerung des Winkels bis zu 45° Ablenkung kaum merklich, wird aber dann mit seiner weiteren Verkleinerung immer bedeutender. Dasselbe gilt auch für die Verkleinerung der Relaxationszeit. —

Aus den Mitteilungen dieses Abschnittes ist zu ersehen, daß uns vorläufig kaum Methoden zugänglich sind, um verfolgen zu können, in was für einer Kurve die Erregungsgröße abklingt und wann die Erregung völlig erloschen ist. Es ist nun die Frage aufzuwerfen, ob wir nicht wenigstens ein anderes Problem zu lösen vermögen, das bisher nicht gestellt worden ist, nämlich, wann das Abklingen der Erregung beginnt. Es könnte damit vielleicht auch ein Licht fallen auf die übrigen, angedeuteten Probleme. Die aufgeworfene Frage wird nur dann gelöst werden können, wenn es gelingt, nicht Reaktionen, sondern Erregungen miteinander zu vergleichen. Ich habe im vorigen Abschnitte gezeigt, daß dies möglich ist, wenn man Pflanzen auf entgegengesetzten Seiten reizt. Es wurde dort darauf hingewiesen, daß bei abwechselnder intermittierender Reizung in den Lagen + 0° und ∓ 45° eine Krümmung zustande kommt, obwohl die in beiden Stellungen ausgelösten Reaktionen gleich sind. Der Erfolg dieser Versuche wird nur durch die Annahme verständlich, daß nicht die Reaktionen, sondern schon die Erregungen miteinander verglichen worden sind.

---

zeit und Reizzeit das gleiche ist, mögen nun die Einzelexpositionen kürzer oder länger dauern als die Präsentationszeit. Da mir die experimentellen Erfahrungen fehlen, so kann ich auch noch nicht übersehen, ob der Begriff der Relaxationszeit nicht vielleicht für Einzelreizungen von längerer als Präsentationszeitdauer seine Bedeutung verliert. Hier gibt es noch viel zu tun, ehe Klarheit geschaffen ist. Zur Beurteilung des Wesens der Relaxationszeit wird ein Vergleich dieser Zeit mit der Zeit des autotropischen Ausgleiches einer geotropischen Krümmung immer von Wichtigkeit sein.

Ich habe nun zunächst versucht, der Frage durch folgende Methode beizukommen: Pflanzen wurden in der Horizontallage eine bestimmte Zeit, länger als die Präsentationszeit (20—30 Min.), gereizt, darauf verschiedene Zeit lang am Klinostaten rotiert, schließlich ebenso lange wie vorher in der Horizontallage von der Gegenseite geotropisch gereizt. Es wurde dabei darauf geachtet, wie stark die zweite Induktion die erste Krümmung hemmte und wie groß die zweite Krümmung im Verhältnisse zur ersten ausfiel. Die Ergebnisse, die dem subjektiven Ermessen sehr großen Spielraum ließen, ermutigten nicht zur Fortführung dieser Versuche. Auch andere Versuche zeitigten keine ganz einwandfreien Ergebnisse. Vielleicht gelingt ein Einblick in das Problem, wenn durch eingehende Versuche der Fehler bestimmt ist, der sich bei meiner Methode zur Ermittlung des Verhältnisses der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln wenigstens etwas störend bemerkbar machte.

Abschnitt XI.

Die geotropische Wirkung der intermittierenden Reizung und die geotropische Präsentationszeit bei intermittierender Reizung.

In den bisherigen Abschnitten meiner Arbeit ist die Frage nach der geotropischen Wirkung der intermittierenden Reizung nicht aufgeworfen worden. Wirkt die intermittierende Reizung stärker oder schwächer geotropisch als die kontinuierliche Reizung? Wird durch sie die Präsentationszeit verkleinert oder vergrößert? Alle diese Fragen ließen sich im Zusammenhange erledigen und sollen auch hier zusammen besprochen werden.

Zunächst freilich wird es notwendig sein, zu sagen, was ich unter der Präsentationszeit bei intermittierender Reizung verstehe. Der Begriff der Präsentationszeit überhaupt ist in der Literatur in verschiedener Weise bestimmt worden. Um volle Klarheit zu schaffen, scheint es mir durchaus notwendig, zwischen Perzeptionszeit und Präsentationszeit zu unterscheiden.

Die Perzeptionszeit ist diejenige minimale Zeitdauer, die dazu erforderlich ist, damit die Pflanze einen Reizanlaß perzipiert (vgl. p. 285). Sie kann nur indirekt erschlossen werden (siehe Abschnitt V).

Die Präsentationszeit dagegen ist diejenige minimale Zeitdauer, während deren ein Reizanlaß wirksam sein muß, damit eine sichtbare Reaktion als Nachwirkung erfolgt. Sie kann direkt ermittelt werden. In diesem Sinne ist der Begriff der Präsentationszeit zB. auch von Czapek (901, p. 128)[1]) und von Noll bestimmt worden.

Die Präsentationszeit wird je nach der Reaktion, die man untersucht, für ein und dieselbe Reizursache verschieden sein können, auch bei der nämlichen Pflanze. So ist möglicherweise eine andere Zeitdauer der Reizung dazu nötig, damit eine geotropische Krümmung eintritt, als sie erforderlich sein würde, um die Änderung des Homogentisinsäuregehaltes hervorzurufen oder um eine „geonastische" usw. Reaktion einzuleiten. Dementsprechend wird man von einer geotropischen, geonastischen usw. Präsentationszeit reden können. Während also bei ein- und derselben Pflanze die Präsentationszeiten recht verschieden sein können, dürfte die Perzeptionszeit einer Reizursache für viele, wenn auch möglicherweise nicht für alle durch den äußeren Reizanlaß eingeleiteten Reizvorgänge wohl gleich sein. Die Präsentationszeiten hängen eben von sehr vielen Gliedern des ganzen Reizvorganges ab, die für die Perzeption, das Anfangsglied des Reizprozesses, völlig bedeutungslos sind. Doch wissen wir von allen diesen Dingen noch sehr wenig. Für manche Reaktionen, die sich unserer Einsicht vorläufig freilich entziehen, dürfte übrigens die Präsentationszeit annähernd der Perzeptionszeit entsprechen, da ja die Perzeption selbst von Änderungen des Plasmazustandes begleitet sein wird, die man in gewissem Sinne auch als „Reaktionen" bezeichnen könnte. Im übrigen wissen wir aber, daß die Präsentationszeiten für die eigentlichen Reizreaktionen meist sehr viel größer sind als die Perzeptionszeiten.

Nach dem Vorstehenden ist es klar, was ich unter der Präsentationszeit bei intermittierender Reizung verstehe: nämlich diejenige minimale Zeitdauer, während deren intermittierende Reizanlässe, die durch kürzere Zeiträume getrennt sind, als ihre Relaxationszeit (vgl. über diesen Begriff p. 334) beträgt, wirksam sein müssen, damit eine sichtbare Reaktion als Nachwirkung erfolgt, oder mit anderen Worten: diejenige Zeitsumme der Einzelreizungen, bei der gerade noch eine geotropische Krümmung als

1) Im Gegensatze zu seiner früheren Definition, die gleichlautend war wie die meinige für die Perzeptionszeit (vgl. zB. 898, p. 183).

Nachwirkung eintritt[1]). Bei dieser Begriffsbestimmung werden also in die Präsentationszeit nicht eingeschlossen die Zeitabschnitte, welche die Einzelreizungen bei der intermittierenden Reizung trennen. Dies scheint mir aber zweckmäßig, um die Präsentationszeiten bei kontinuierlicher und bei intermittierender Reizung jederzeit schnell und leicht vergleichen zu können. Ich will mich hier natürlich nur mit der geotropischen Präsentationszeit für intermittierende Reizung beschäftigen. In der Literatur sind über sie irgend welche Angaben nicht zu finden.

Voraussetzung für die Ermittelung der geotropischen Präsentationszeit bei intermittierender Reizung ist natürlich die Kenntnis der entsprechenden Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung. Darüber hat u. a. Czapek (898, p. 183 ff.), neuerdings auch Haberlandt (903, p. 487 ff.) Mitteilungen gemacht. Nach Czapek beträgt diese Zeit bei 25° Temperatur: „15 Minuten für die Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, für die Keimscheide von *Avena sativa* und *Phalaris canariensis*, für das Hypokotyl von *Beta vulgaris*. 20 Minuten für die Keimwurzeln von *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Zea Mays*, *Cucurbita Pepo*, für das Hypokotyl von *Helianthus annuus*. 50 Minuten für die Keimwurzeln von *Vicia Faba* (großsamig) und das erste epikotyle Stengelglied von *Phaseolus multiflorus*. Kleiner als 15 Minuten fand ich die geotropische Präsentationszeit niemals, und es dürfte daher der Schluß berechtigt sein, wenn man als überhaupt zu beobachtende minimale geotropische Präsentationszeit approximativ 15 Minuten ansetzt." —

Die Methodik meiner Versuche war sehr einfach. Die Versuchspflanzen wurden an der horizontalen Achse des intermittierenden Klinostaten so befestigt, daß die Rotation in senkrechter Ebene erfolgte, und die Stellungsscheiben so gestellt, daß bei der intermittierenden Rotation die normale Ruhelage und die Horizontallage kombiniert waren. Das Verhältnis der Expositionszeiten konnte ich nach Belieben verändern. Nachdem die intermittierende Reizung die gewünschte Zeit gedauert hatte, wurde die intermittierende Rotation in die gleichmäßige verwandelt. Dies ließ

1) Der Begriff „Präsentationszeit bei intermittierender Reizung" wurde schon von Jost (902, p. 175) angewendet, aber in ganz anderem Sinne. Er verstand nämlich darunter diejenige Zeit, die zwischen zwei intermittierenden Reizungen liegen darf, sodaß durch Summation gerade noch eine Reaktion möglich ist. Die untere Grenze dieser Zeit wäre also meine Relaxationszeit (= Impressionszeit Czapeks). Doch scheint mir eine solche Begriffsbestimmung, in Anbetracht der sonstigen Bedeutung des Begriffes „Präsentationszeit", nicht zweckmäßig.

sich an meinem intermittierenden Klinostaten durch Zurückklappen der Federn und Verschiebung des Riegels in die entsprechende Nute (vgl. p. 238) leicht erreichen. Neben diesen intermittierenden Klinostaten wurden Pflanzen der gleichen Anzucht und von gleicher Größe in derselben Weise an die Achse eines gleichmäßig rotierenden Apparates genau zentriert befestigt. Gleichzeitig mit dem Beginne der intermittierenden Reizung (in dem Augenblicke also, in dem die Versuchspflanzen zum ersten Male in die horizontale Stellung kamen) wurden diese Vergleichspflanzen ebenfalls, aber kontinuierlich, in die horizontale Lage gebracht. Mit der Rotation dieser Vergleichspflanzen konnte also ebenfalls jederzeit sogleich begonnen werden. Da frühere Erfahrungen mich gelehrt hatten, daß sich die ausgewählten Kulturen der gleichen Anzucht trotz gleicher Größe hinsichtlich ihres Reaktionsvermögens unterscheiden können, so mußten nach Beendigung der Versuche, nachdem die geotropischen Erregungen und die Krümmungen wieder vollständig ausgeklungen waren, Versuchspflanzen und Vergleichspflanzen vertauscht und die Versuche wiederholt werden. Auch war es durch oftmalige Wiederholung der Versuche mit verschiedenem Materiale möglich, diese Fehlerquelle auszuschließen. Bei allen Versuchen, die in diesem Abschnitte mitgeteilt sind, habe ich die Pflanzen nur in der optimalen Reizlage der Schwerewirkung ausgesetzt. Reizung in anderen Ablenkungswinkeln aus der normalen Ruhelage würde aller Voraussicht nach ein analoges Ergebnis gehabt haben. Eine Auswahl meiner Versuche, die in erster Linie wieder mit den Epikotylen von *Vicia Faba* und von *Phaseolus multiflorus* und mit den Hypokotylen von *Helianthus annuus* angestellt wurden, habe ich in den folgenden Tabellen zusammengestellt. In der ersten Kolumne ist neben der Temperatur, die während der Versuche herrschte, die Länge der Pflanzen beim Beginne der Versuche angegeben. Die Pflanzengruppen, deren Verhalten bei intermittierender und kontinuierlicher Reizung nebeneinander verglichen wurde, sind mit A und B bezeichnet. In der zweiten Kolumne ist neben der Gesamtdauer der intermittierenden Reizung in Klammern die Zeit vermerkt, während deren die Pflanzen im ganzen in der horizontalen Lage verweilten. Die in der nächsten Spalte verzeichnete Dauer der Einzelreizungen gibt zugleich die halbe Umlaufszeit der Achse des intermittierenden Klinostaten an. Die Zeitangaben sind sämtlich, soweit nichts anderes vermerkt ist, Stundenzeit. Alles andere ist ohne Erläuterung verständlich

In den zunächst mitzuteilenden Versuchen wurde in der Weise intermittierend gereizt, daß die Pflanzen abwechselnd gleiche Zeiten lang in der optimalen Reizlage und in der normalen Ruhelage verweilten.

Tabelle 17. Epikotyle von *Vicia Faba*.

Die intermittierende Reizung dauerte bei den Versuchen ebenso lange Zeit wie die kontinuierliche Reizung.

		Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen (= halbe Umlaufszeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 302. Temp. 20°. Epik. 5—7 cm.	A	0^{54} (0^{30})	0^{06}		1^{40}	B stärker gekrümmt als A.
	B			0^{54}	1^{40}	
	B	0^{54} (0^{30})	0^{06}		2^{00}	A stärker als B.
	A			0^{54}	2^{00}	
Versuch 303. Temp. 25°. Epik. 3—5 cm.	A	1^{05} (0^{35})	0^{05}		1^{20}	B stärker als A.
	B			1^{05}	1^{20}	
	B	1^{05} (0^{35})	0^{05}		1^{20}	A stärker als B.
	A			1^{05}	1^{20}	
Versuch 304. Temp. 21°. Epik. 4—5 cm.	A	1^{05} (0^{36})	0^{12}		1^{40}	B viel stärker als A.
	B			1^{05}	1^{40}	
	B	1^{05} (0^{36})	0^{12}		1^{30}	A viel stärker als B.
	A			1^{05}	1^{30}	
	A	1^{00} (0^{30})	2′ 30″		1^{40}	B viel stärker als A.
	B			1^{00}	1^{40}	
Versuch 305. Temp. 21°. Epik. 2—3 cm.	A	0^{45} (0^{22})	50″		1^{05}	B sehr viel stärker als A gekrümmt.
	B			0^{45}	1^{05}	
	B	0^{45} (0^{22})	50″		1^{05}	A sehr viel stärker als B gekrümmt.
	A			0^{45}	1^{05}	
	A	0^{45} (0^{24})	0^{12}		1^{10}	B sehr viel stärker als A gekr., Unterschied etwa so groß wie zuvor.
	B			0^{45}	1^{10}	
	A	1^{00} (0^{30})	50″		1^{10}	B sehr viel stärker als A gekrümmt.
	B			1^{00}	1^{10}	
Versuch 306. Temp. 22°. Epik. 4—5 cm.	A	1^{00} (0^{36})	0^{12}		1^{20}	B stärker als A.
	B			1^{00}	1^{20}	
	B	1^{00} (0^{30})	2′ 30″		1^{00}	A viel stärker als B.
	A			1^{00}	1^{00}	
	A	1^{00} (0^{36})	0^{12}		1^{15}	A viel stärker als B, etwa wie vorher.
	B			1^{00}	1^{15}	
Versuch 307. Temp. 21°. Epik. 6—8 cm.	A	1^{00} (0^{30})	2′ 30″		1^{30}	B stärker als A.
	B			1^{00}	1^{30}	
	B	1^{00} (0^{30})	2′ 30″		1^{40}	A stärker als B.
	A			1^{00}	1^{40}	

(Fortsetzung der Tabelle.)

		Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen (= halbe Umlaufszeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 308.	A	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{30}	B stärker als A.
Temp. 20°.	B			0^{20}	1^{30}	
Epik. 2—3 cm.	B	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{40}	A stärker als B.
	A			0^{20}	1^{40}	
Versuch 309.	A	0^{08} (0^{04})	2′ 30″		—	A gerade! B ganz schwache Krümmung.
Temp. 22°.	B			0^{08}	1^{50}	
Epik. 3—4 cm.	B	0^{08} (0^{04})	2′ 30″		—	B gerade! A ganz schwache Krümmung.
	A			0^{08}	1^{50}	
Versuch 310.	A	0^{06} (3′ 30″)	2′ 30″		—	A B gerade!
Temp. 22°.	B			0^{06}	—	
Epik. 3 cm.	B	0^{05} (3′)	2′		—	B A gerade!
	A			0^{06}	—	

Tabelle 18. Epikotyle von *Vicia Faba*.

Die intermittierende Reizung dauerte bei den folgenden Versuchen doppelt so lange Zeit wie die kontinuierliche Reizung.

		Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen (= halbe Umlaufszeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 311.	A	1^{06} (0^{36})	0^{06}		1^{35}	A B gleich gekrümmt!
Temp. 21°.	B			0^{36}	1^{35}	
Epik. 4—6 cm.	B	0^{54} (0^{30})	0^{06}		1^{30}	A B annähernd gleich gekrümmt.
	A			0^{30}	1^{30}	
Versuch 312.	A	0^{30} (0^{15})	2′ 30″		0^{55}	A B annähernd gleich gekrümmt.
Temp. 21°.	B			0^{15}	0^{55}	
	B	0^{30} (0^{15})	2′ 30″		1^{00}	A B annähernd gleich!
	A			0^{15}	1^{00}	
Versuch 313.	A	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{20}	A B annähernd gleich, eher B etwas stärker.
Temp. 21°.	B			0^{10}	1^{20}	
Epik. 3—4 cm.	B	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{30}	A B annähernd gleich, eher A etwas stärker als B.
	A			0^{10}	1^{30}	

(Fortsetzung der Tabelle.)

		Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen (= halbe Umlaufszeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 314. Temp. 22°. Epik. 3—4 cm.	A	0^{18} (0^{09})	2′ 30″		—	B ein wenig, A nicht gekrümmt.
	B			0^{09}	2^{00}	
	B	0^{18} (0^{09})	2′ 30″		—	A B gerade!
	A			0^{09}	—	
	A	0^{30} (0^{15})	2′ 30″		1^{10}	B etwas stärker als A!
	B			0^{15}	1^{10}	
Versuch 315. Temp. 21°. Epik. 3—4 cm.	A	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{30}	A B gleich gekrümmt.
	B			0^{10}	1^{30}	
	B	0^{10} (0^{05})	2′ 30″		—	A B gerade!
	A			0^{05}	—	
Versuch 316. Temp. 21°. Epik. 3—4 cm.	A	0^{16} (0^{08})	2′ 30″		1^{15}	B ganz wenig stärker als A gekrümmt.
	B			0^{08}	1^{20}	
	B	0^{14} (0^{07})	2′ 30″		1^{30}	A B gleich gekrümmt (sehr wenig!)
	A			0^{07}	1^{30}	
Versuch 317. Temp. 21°. Epik. 4—6 cm.	A	0^{14} (0^{07})	2′ 30″		1^{30}	A B gleich gekrümmt (sehr wenig!)
	B			0^{07}	1^{30}	
	B	0^{14} (0^{07})	2′ 30″		1^{45}	A B gleich gekrümmt.
	A			0^{07}	1^{45}	
Versuch 318. Temp. 21°. Epik. 3—4 cm.	A	0^{16} (0^{08})	2′ 30″		—	A B gerade!
	B			0^{08}	—	
	B	0^{18} (0^{09})	2′ 30″		—	B gerade! A ganz schwach gekrümmt.
	A			0^{09}	1^{40}	
Versuch 319. Temp. 22°. Epik. 3 cm.	A	0^{10} (0^{05})	6″		—	A B gerade!
	B			0^{05}	—	
	B	0^{10} (0^{05})	6″		—	A B gerade!
	A			0^{05}	—	
	A	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{30}	A B schwach, annähernd gleich gekrümmt.
	B			0^{10}	1^{30}	

Aus diesen beiden Tabellen kann man eine Reihe wichtiger Tatsachen entnehmen. Zunächst sieht man sofort, daß die intermittierende Reizung eine geringere geotropische Wirkung hat als die kontinuierliche: Denn wenn die intermittierende Reizung ebenso lange dauert wie die kontinuierliche, sodaß die Gesamtdauer der bei der intermittierenden Reizung geotropisch wirksamen Einzelreizungen nur halb so groß ist, wie die Dauer der kontinuierlichen Reizung, wie es in den Versuchen der Tabelle 17 der Fall ist, so wird die Krümmung bei den intermittierend gereizten Pflanzen nicht

ebenso stark wie bei den kontinuierlich horizontal gelegten, sondern bleibt wesentlich hinter ihnen zurück. Völlig gleichgültig ist es für diesen Erfolg, ob die intermittierende Reizung eine Stunde währte oder ob sie beliebig kürzere Zeit dauerte. Keinen irgendwie bemerkbaren Einfluß auf die Intensität der Krümmung hat die Dauer und damit die Zahl der Einzelreizungen. Ob sie 12, 6, 2 Minuten oder schließlich nur 50 Sekunden währen, ist für den Endeffekt völlig ohne Belang (vgl. zB. die Versuche 304 und 305, obwohl in Versuch 305 zB. bei einer Reizdauer von 12 Minuten nur zwei Reizungen nötig waren, bei einer solchen von 50″ dagegen ungefähr 28—30!). Gleichgültig für den Erfolg ist es nach meinen reichen Erfahrungen auch, in welcher der beiden möglichen Horizontallagen am intermittierenden Klinostaten intermittierend gereizt wird, ob der Übergang aus der normalen Ruhelage in die Horizontalstellung auf dem langen oder auf dem kurzen Wege bei der Rotation stattfindet, und ob sich der, übrigens sehr geringe, Stoß, der mit dem Übergange aus der einen Stellung in die andere verbunden ist, im gleichen oder im entgegengesetzten Sinne wie die geotropische Aktion geltend macht.

Die verhältnismäßig geringere geotropische Wirkung der intermittierenden Reizung spricht sich nicht nur in der geringeren Intensität der schließlich erzielten Reaktion aus, sondern auch in der Größe der Präsentationszeit: Wird im ganzen ungefähr so lange Zeit intermittierend gereizt wie die Präsentationszeit beträgt (vgl. Versuch 309), so tritt zwar begreiflicherweise noch bei den kontinuierlich gereizten Vergleichspflanzen, nicht mehr aber bei den Versuchspflanzen eine geringe geotropische Krümmung ein.

Dagegen macht sich bei allen diesen Versuchen, in denen ebenso lange Zeit intermittierend wie kontinuierlich gereizt wurde, ein Unterschied in der Größe der Reaktionszeit bei beiden Pflanzengruppen nicht bemerkbar, ein neuer Beweis dafür, daß gleiche Reaktionszeiten möglich sind trotz ganz verschiedener Intensität der Krümmungen und damit der Erregungen. Auch der Ausgleich der Aktionen findet bei beiden Pflanzengruppen annähernd gleichzeitig statt.

War somit erwiesen, daß die intermittierende Reizung, mögen die Einzelreizungen noch so verschieden an Dauer und Zahl sein, bei gleicher Dauer hinter der kontinuierlichen Reizung in ihrer krümmenden Wirkung zurückbleibt, so war nun weiter die Frage zu entscheiden, wie weit sie hinter ihr zurückbleibt. Im Hinblick

auf diese Frage sind die in Tabelle 18 zusammengestellten Versuche durchgeführt worden. Bei ihnen wurde die intermittierende Reizung doppelt so lange Zeit fortgesetzt wie die kontinuierliche, sodaß also die bei der intermittierenden Reizung geotropisch wirksamen Einzelreizungen in Summa möglichst genau der Dauer der kontinuierlichen Reizung entsprachen.

Man sieht aus Tabelle 18, daß nun die geotropischen Krümmungen bei den intermittierend und bei den kontinuierlich gereizten Pflanzen annähernd mit gleicher Intensität erfolgten. War ein geringer Unterschied in der Stärke der Reaktion zu beobachten, so fand er sich bemerkenswerterweise stets wieder zugunsten der dauernd horizontal gelegten Pflanzen. Man wird aus diesen Versuchsergebnissen den Schluß ziehen können, daß es für die geotropische Wirkung sowohl bei der intermittierenden, wie bei der kontinuierlichen Reizung im wesentlichen auf die Summe der Zeit ankommt, während deren die Versuchspflanzen aus der normalen Ruhelage abgelenkt sind. Die geotropischen Effekte sind bei meiner Versuchsanordnung an beiden Pflanzengruppen gleich, weil diese Zeitsumme gleich ist, obwohl für die intermittierende Reizung die doppelte Zeit in Anspruch genommen wurde wie für die kontinuierliche Reizung. Dagegen ist für die Reaktion ohne Bedeutung die Zeit, über die die Reizungen verteilt sind, wenigstens in denjenigen Versuchen, in denen die Pflanzen bei der intermittierenden Reizung ebenso lange in der Horizontallage wie in der normalen Ruhelage verweilen.

Auch in diesen Versuchen, die in Tabelle 18 zusammengestellt sind, war die Reaktionszeit bei beiden Pflanzengruppen gleich und trat der Ausgleich der Krümmungen annähernd in gleichen Zeitpunkten ein. Gleichgültig war für den Effekt wieder die Dauer und die Zahl der Einzelreizungen, sowie in welcher der beiden möglichen Horizontalstellungen die Reizung vorgenommen wurde.

Die Gleichheit der geotropischen Wirkungen, wie sie bei den in Tabelle 18 mitgeteilten Versuchen zu Tage trat, äußerte sich nicht nur in der Gleichheit der Krümmungen, sondern auch in der Gleichheit der Präsentationszeiten. Wie für die Intensität der geotropischen Reaktionen, so kommt also bei der intermittierenden Reizung auch für die Präsentationszeiten wesentlich nur die Summe der Zeit in Betracht, während deren die Versuchspflanzen aus der normalen Ruhelage abgelenkt werden; nicht aber die Zeit, über die sich die Einzelreizungen verteilen. Das sieht man sehr gut aus den

Versuchen 314, 315, 318 und 319: Währte die intermittierende Reizung im ganzen beinahe doppelt so lange wie die Präsentationszeit, so trat keine Krümmung ein; wurden hierauf dieselben Pflanzen nach eintägiger Ruhe so lange kontinuierlich gereizt wie die Präsentationszeit beträgt, so erfolgte stets eine geotropische Krümmung. Wie für die Intensität der geotropischen Reaktionen, so ist auch für die Präsentationszeit Dauer und Zahl der intermittierenden Einzelreizungen völlig gleichgültig: Sie ist annähernd gleich groß, ob die Einzelreizungen bei 2′ 30″ Dauer 2—3 mal oder bei 6 Sekunden Dauer 50—75 mal wiederkehren.

Es war nun vor allen Dingen zu prüfen, ob diese Tatsachen nur für die Epikotyle von *Vicia Faba* oder auch für andere Pflanzen Gültigkeit haben. Zu dem Zwecke habe ich eine größere Anzahl von Versuchen mit den Hypokotylen von *Helianthus* und mit den Epikotylen von *Phaseolus* ausgeführt. Die letzteren wählte ich deshalb, weil Czapek für sie eine sehr große Präsentationszeit angibt, und weil es mir wünschenswert erschien, neben Pflanzen mit sehr kurzer, auch solche mit sehr langer Präsentationszeit zu untersuchen. Meine Erfahrungen haben mich dann freilich gelehrt, daß meine Wahl keine günstige war, da sich, worauf ich späterhin noch einzugehen habe, die Präsentationszeit bei eingehenden Versuchen wesentlich kleiner erwies, als Czapek angibt. Die Ergebnisse meiner Versuche will ich wieder in Tabellenform mitteilen.

Tabelle 19. Hypokotyle von *Helianthus annuus*.

		Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen (= halbe Umlaufszeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 320. Temp. 22°. Hypok. 3-4 cm.	A	1^{06} (0^{36})	0^{06}		1^{25}	B etwas stärker als A gekrümmt.
	B			1^{00}	1^{25}	
	B	1^{06} (0^{36})	0^{06}		1^{15}	A etwas stärker als B.
	A			1^{00}	1^{15}	
Versuch 321. Temp. 21°. Hypok. 2-4 cm.	A	0^{45} (0^{25}	0^{05}		1^{15}	B weit stärker als A gekrümmt.
	B			0^{45}	1^{15}	
	B	1^{05} (0^{35})	0^{05}		1^{15}	A weit stärker als B.
	A			1^{00}	1^{15}	
Versuch 322. Temp. 21°. Hypok. 2-3 cm.	A	0^{30} (0^{15})	0^{05}		1^{10}	B etwas stärker als A.
	B			0^{30}	1^{10}	
	B	0^{30} (0^{15})	0^{05}		1^{15}	A etwas stärker als B.
	A			0^{30}	1^{15}	

(Fortsetzung der Tabelle.)

		Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen (= halbe Umlaufszeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 323. Temp. 22°. Hypok. 2-4 cm.	A	0^{14} (0^{07})	2′ 30″		1^{30}	B viel stärker als A.
	B			0^{14}	1^{30}	
	B	0^{12} (0^{06})	2′ 30″		1^{15}	A stärker als B, aber B auch noch etwas gekrümmt.
	A			0^{12}	1^{15}	
Versuch 324. Temp. 22°. Hypok. 3 cm.	A	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{15}	A B gleich gekrümmt!
	B			0^{10}	1^{15}	
	B	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{15}	A ein wenig stärker als B gekrümmt!
	A			0^{10}	1^{15}	
	A	0^{14} (0^{07})	2′ 30″		1^{40}	A B etwa 1/3 aller Hypokotyle schwach gekrümmt.
	B			0^{07}	1^{40}	
Versuch 325. Temp. 20°. Hypok. 4-5 cm.	A	0^{12} (0^{06})	2′ 30″		—	A nicht gekrümmt,
	B			0^{06}	1^{40}	B Mehrzahl „
	B	0^{12} (0^{06})	2′ 30″		1^{40}	A B Mehrzahl der Hypokotyle schwach gekrümmt, gleich.
	A			0^{06}	1^{40}	
Versuch 326. Temp. 22°. Hypok. 3 cm.	A	0^{10} (0^{05})	2′ 30″		—	A B gerade!
	B			0^{05}	—	
	B	0^{10} (0^{05})	2′ 30″		—	B A gerade!
	A			0^{05}	—	
	A	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{15}	A B Mehrzahl, annähernd gleich, gekr.
	B			0^{10}	1^{15}	
Versuch 327. Temp. 22°. Hypok. 3 cm.	A	0^{10} (0^{05})	2′ 30″		—	A B gerade!
	B			0^{05}	—	
	B	0^{10} (0^{05})	2′ 30″		—	B gerade! A ganz schwach gekrümmt.
	A			0^{05}	1^{20}	
	A	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{10}	A B alle Hypokotyle annähernd gleich gekrümmt!
	B			0^{10}	1^{10}	

Tabelle 20. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*.

		Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen (= halbe Umlaufszeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 328. Temp. 19°. Epik. 4—5 cm.	A	1^{00} (0^{30})	0^{06}		1^{30}	B stärker als A gekrümmt.
	B			1^{00}	1^{30}	
	B	1^{00} (0^{30})	0^{06}		1^{30}	A stärker als B.
	A			1^{00}	1^{30}	

(Fortsetzung der Tabelle.)

		Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen (= halbe Umlaufszeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 329.	A	0^{30} (0^{15})	2′ 30″		1^{35}	B stärker als A.
Temp. 21°.	B			0^{30}	1^{35}	
Epik. 3 cm.	B	0^{30} (0^{15})	2′ 30″		1^{35}	A stärker als B.
	A			0^{30}	1^{35}	
Versuch 330.	A	0^{07} (0^{03})	2′ 30″		—	B etwas gekrümmt, A gerade!
Temp. 22°.	B			0^{07}	0^{15}	
Epik. 4 cm.	B	0^{07} (0^{03})	2′ 30″		—	A B gerade!
	A			0^{07}	—	
Versuch 331.	A	0^{30} (0^{15})	2′ 30″		1^{15}	A B gleich gekrümmt!
Temp. 22°.	B			0^{15}	1^{15}	
Epik. 4 cm.	B	0^{30} (0^{15})	2′ 30″		1^{30}	A etwas stärker als B.
	A			0^{15}	1^{30}	
Versuch 332.	A	0^{30} (0^{15})	2′ 30″		1^{10}	A B gleich gekrümmt!
Temp. 22°.	B			0^{15}	1^{10}	
Epik. 3—4 cm.	B	0^{30} (0^{15})	2′ 30″		1^{10}	A B gleich.
	A			0^{15}	1^{10}	
	A	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{10}	A B gleich (schwach gekrümmt).
	B			0^{10}	1^{10}	
Versuch 333.	A	0^{16} (0^{08})	2′ 30″		1^{25}	B ein wenig stärker als A!
Temp. 22°.	B			0^{08}	1^{25}	
Epik. 2—3 cm.	B	0^{16} (0^{08})	2′ 30″		—	A etwas gekrümmt, B ungekrümmt.
	A			0^{08}	1^{40}	
	A	0^{08} (0^{04})	2′ 30″		—	A ungekrümmt, B ein wenig gekrümmt.
	B			0^{08}	1^{30}	
Versuch 334.	A	0^{10} (0^{05})	2′ 30″		—	A B gerade!
Temp. 22°.	B			0^{05}	—	
Epik. 4 cm.	B	0^{10} (0^{05})	2′ 30″		—	B A gerade!
	A			0^{05}	—	
Versuch 335.	A	0^{10} (0^{05})	2′ 30″		—	A B gerade.
Temp. 23°.	B			0^{05}	—	
Epik. 3 cm.	B	0^{10} (0^{05})	2′ 30″		—	B A gerade.
	A			0^{05}	—	
	A	0^{20} (0^{10})	2′ 30″		1^{00}	A B gleich gekrümmt.
	B			0^{20}	1^{00}	

Die Versuche mit *Helianthus* und *Phaseolus* haben, wie man sieht, dieselben Ergebnisse gehabt wie die mit *Vicia*. Man wird daraus also folgern können, daß auch andere parallelotrope Organe sich analog verhalten werden. —

Meine Beobachtung, daß die intermittierende Reizung keine intensivere geotropische Wirkung hat als die kontinuierliche, widerlegt eine Annahme, die gelegentlich für die intermittierende geotropische Reizung gemacht worden ist und zwar nicht auf Grund von geotropischen Versuchen, sondern auf Grund eines Analogieschlusses nach den bekannten Beobachtungen Wiesners an heliotropisch gereizten Pflanzen. Man sieht daraus wieder einmal, wie vorsichtig man damit sein muß, Erfahrungen, die an einem Reizprozesse gewonnen sind, auf einen anderen, ganz heterogenen zu übertragen. Wiesner (882, p. 23 ff.) zeigte an der Hand von Versuchen Stöhrs, daß eine heliotropische Krümmung dann noch eintritt, wenn die bei kontinuierlicher Reizung zur Hervorrufung der Reaktion nötige Beleuchtungsdauer (also die Präsentationszeit) bei der intermittierenden Reizung auf ein Drittel verkleinert wird, so daß auf eine Sekunde Licht zwei Sekunden Dunkel folgen. Etwas Ähnliches konnte ich bei meinen geotropischen Versuchen, wie gesagt, nicht beobachten. Freilich wäre es denkbar, daß sich verschiedene Objekte verschieden verhalten. Wiesner hat mit anderen Keimlingen wie ich, nämlich denen von *Vicia sativa* und *Lepidium sativum*, gearbeitet. Einige geotropische Versuche, die ich mit diesen Objekten angestellt habe, hatten dasselbe Ergebnis wie mit den anderen geprüften Pflanzen, woraus jedenfalls so viel hervorgeht, daß allein in spezifischen Differenzen das verschiedene Verhalten bei der geotropischen und bei der heliotropischen Reizung nicht beruhen kann. Jedoch läßt sich die Frage vorläufig nicht entscheiden, ob die Verschiedenheit in der Wirkung der intermittierenden Reizung beim heliotropischen und geotropischen Reizprozesse auf die offensichtlichen wichtigen Verschiedenheiten zurückgeführt werden darf, die zwischen beiden Arten von Reizvorgängen bestehen. Denn es sind vorläufig keine Versuche darüber angestellt worden, ob die von Wiesner aufgefundene Wirkung der intermittierenden Lichtreizung für alle Lichtintensitäten Gültigkeit hat. Auch wäre es denkbar, daß Objekte von sehr großer heliotropischer Empfindlichkeit sich anders verhalten wie solche von geringer Empfindlichkeit. Ferner ist bei den geringen Erfahrungen, über die wir vorläufig in dieser Hinsicht nur verfügen, die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß bei geringerer oder bei größerer Intensität der Massenbeschleunigung eine ähnliche Gesetzmäßigkeit für den Geotropismus sich geltend machen könnte, wie sie Wiesner für den Heliotropismus beobachtet hat. Das ließe sich durch eine

geeignete Versuchsanordnung an der Zentrifuge wohl ohne Schwierigkeiten entscheiden.

Mag dem sein wie ihm wolle, jedenfalls lehren meine Versuche, daß bei der Intensität des Schwerereizes auf unserer Erde an meinen Versuchsobjekten durch die intermittierende Reizung nicht der gleiche oder gar ein größerer Effekt erzielt werden kann wie durch gleichlange Zeit fortgesetzte kontinuierliche Reizung, und daß durch die intermittierende Reizung auch eine Verkürzung der Präsentationszeit nicht möglich ist. Aus diesen Tatsachen läßt sich so viel ersehen, daß bei der kontinuierlichen geotropischen Reizung nicht, wie Wiesner für den Heliotropismus glaubt schließen zu dürfen, ein bestimmter Teil der Wirkung des Reizanlasses verloren geht, und daß der Maximalwert der Schnelligkeit, mit der die Auslösungsvorgänge bei der kontinuierlichen Reizung ablaufen könnten, noch längst nicht erreicht ist. Vielmehr wird die ganze Zeit, während deren die kontinuierliche Reizung anhält, vollständig ausgenutzt; es ist kein Teil dieser Zeit bedeutungslos für die Intensität der Erregung. Dies geht mit Sicherheit daraus hervor, daß bei der intermittierenden Reizung erst dann die gleiche Reaktionsintensität wie bei der kontinuierlichen Reizung erzielt wird, wenn die Einzelreizungen, mögen sie noch so kurz währen, im ganzen mindestens ebensolange gedauert haben wie die kontinuierliche Reizung. Daraus wiederum sieht man aber, daß auch nicht die Verteilung der Reizungen über einen größeren Zeitraum imstande ist, die Erregung intensiver zu machen als bei kontinuierlicher Reizung. Auch kann man aus meinen Erfahrungen folgern, daß sich die Einzelanstöße nicht etwa durch eine ganz besondere Wirkung, etwa durch eine solche des Kontrastes zwischen Ruhepause und Reizung, von der kontinuierlichen Reizung unterscheiden. Auf der anderen Seite ist aber auch bemerkenswert, daß durch die intermittierende Reizung, falls nur die Summe der Einzelreize dem kontinuierlichen Reiz an Dauer gleichkommt, keine geringere Reaktion ausgelöst wird als durch die kontinuierliche Reizung. Doch lassen sich aus dieser Tatsache vorläufig irgend welche Schlüsse nicht ziehen.

In allen meinen bisherigen Versuchen wurde die intermittierende Reizung so vorgenommen, daß die Ruhepausen ebensolange dauerten wie die Reizzeiten. Es lag nun der Gedanke nahe, zu untersuchen, wie sich die Präsentationszeit verhält, wenn man die Reizzeiten wesentlich kürzer dauern läßt als die Ruhezeiten.

Ich habe eine Reihe solcher Versuche angestellt, und zwar mit den Epikotylen von *Vicia Faba* und mit den Hypokotylen von *Helianthus annuus*, die wesentlich zu gleichen Ergebnissen geführt haben, so daß ich mich auf die Mitteilung von einigen der ersteren beschränken will. In allen diesen Versuchen wurde die Zeitsumme der intermittierenden Reizungen so gewählt, daß sie so groß war wie die Dauer der kontinuierlichen Reizung. Voraussetzung war natürlich, daß die Einzelreizungen wesentlich kürzere Zeit währten als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, weil sonst auch ohne die intermittierende Reizung eine Krümmung eingetreten wäre. Es schien mir in dieser Hinsicht eine Reizdauer von $^1/_2$ bis 2 Minuten zweckentsprechend zu sein. Da ich schon früher festgestellt hatte, daß die Dauer und die Zahl der Einzelreizungen für den Effekt gleichgültig ist, so konnte ich mich auf eine Umdrehungsgeschwindigkeit meines intermittierenden Klinostaten beschränken. In der folgenden Tabelle, die mit den Angaben auf p. 347 verständlich ist, habe ich bei einem jeden Versuche das Verhältnis der Einzelexpositionen zu den Ruhepausen für die intermittierende Reizung vermerkt.

Tabelle 21. Epikotyle von *Vicia Faba*.

		Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Reaktionszeit etwa	Intensität der Krümmungen
	A	0^{40} (0^{05})	1′ 35″		—	A B gerade.
Versuch 336.	B			0^{05}	—	
Temp. 22°.	B	1^{20} (12′ 40″)	1′ 35″		1^{30}	A B fast gleich gekrümmt.
Epik. 2—3 cm.	A			12′ 40″	1^{30}	
1 : 5	B	1^{00} (0^{09})	1′ 35″		1^{50}	A B fast gleich gekrümmt.
	A			0^{09}	1^{20}	
Versuch 337.	A	0^{41} (6′ 20″)	1′ 35″		1^{30}	A B annähernd gleich gekrümmt.
Temp. 22°.	B			6′ 20″	1^{30}	
Epik. 3—4 cm.	B	0^{41} (6′ 20″)	1′ 35″		1^{25}	A B annähernd gleich gekrümmt.
1 : 5	A			6′ 20″	1^{25}	
	A	0^{50} (5′ 50″)	1′ 10″		—	A B gerade.
Versuch 338.	B			6′	—	
Temp. 23°.						B wenig stärker als A,
Epik. 3 cm.	B	1^{10} 11′ 40″	1′ 10″		1^{50}	die Krümmung dauert
1 : 7	A			12′	1^{30}	länger und geht viel später zurück.

(Fortsetzung der Tabelle.)

			Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Reaktionszeit etwa	Intensität der Krümmungen
Versuch 339. Temp. 22°. Epik. 2—3 cm.	1 : 7	A	1^{30} (10′ 30″)	1′ 10″		—	A B gerade.
		B			10′ 30″	—	
		B	1^{30} (10′ 30″	1′ 10″		1^{50}	Die Krümmung von B beginnt wesentlich später als die von A und dauert länger.
		A			10′ 30″	1^{20}	
	1 : 5	A	0^{50} (8′)	1′ 35″		1^{15}	A B fast gleich gekrümmt.
		B			0^{08}	1^{15}	
Versuch 340. Temp. 22°. Epik. 2—3 cm. 1 : 7		A	1^{30} (10′ 30″	1′ 10″		2^{30}	A ziemlich stark gekrümmt, B gerade.
		B			11′	—	
		B	1^{20} (9′ 20″)	1′ 10″		2^{30}	B schwächer als A, beginnt später und dauert länger.
		A			9′ 20″	1^{20}	
Versuch 341. Temp. 22°. Epik. 3—4 cm.	1 : 7	A	1^{10} (8′ 10″)	1′ 10″		1^{10}	B stärker als A, doch dauert die Krümmung bei A länger.
		B			8′ 10″	1^{45}	
		B	1^{00} (7′)	1′ 10″		—	A ganz schwach gekrümmt, B gerade.
		A			7′	1^{30}	
	1 : 11	A	2^{00} (10′)	50″		—	A gerade, B gekrümmt.
		B			10′	1^{15}	
Versuch 342. Epik. 3—4 cm. 1 : 11		A	3^{00} (15′)	50″		2^{30}	A war schon 2^{30} nach Beginn d. Reizg. ganz schwach gekrümmt!
		B			15′	1^{15}	
		B	2^{25} (12′)	50″		2^{45}	Die Krümmung von B ging sehr bald nach dem Beginne der Rotation zurück.
		A			12′	1^{20}	
Versuch 343. Epik. 3—4 cm. 1 : 11		A	3^{00} (15′)	50″		2^{30}	A schon nach 2^{30} ganz schwach gekrümmt; bei Beginn der Rotation etwas verstärkt, geht sehr bald zurück.
		B			15′	1^{15}	
		B	2^{25} (12′	50″		—	B gerade!
		A			12′	1^{20}	

Auch diese Versuche bieten mancherlei Interessantes. Was zunächst in die Augen fällt, ist die Tatsache, dass im allgemeinen bei jenen Versuchen, in denen die Reizdauer sich zur Ruhezeit verhält wie 1 : 5, die Krümmung annähernd ebenso zeitig beginnt, fortschreitet und ausklingt, wie bei entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Dem entspricht es denn auch, daß die Präsen-

tationszeit bei einer solchen intermittierenden Reizung annähernd derjenigen bei kontinuierlicher Reizung gleichkommt.

Verhalten sich dagegen die Reizzeiten zu den Ruhepausen wie 1 : 7, so tritt die Krümmung stets später ein als bei den kontinuierlich horizontal gelegten Vergleichspflanzen und klingt auch sehr viel später aus. Die Intensität dieser Reaktion ist meist etwas geringer als die der Vergleichspflanzen, wenigstens dann, wenn die Reizung die Präsentationszeit nur wenig überdauerte, während sie bei etwas längerer Reizdauer auch ebenso stark werden kann. Gegenüber diesen Unterschieden zwischen den in dieser Weise intermittierend und kontinuierlich horizontal gelegten Pflanzen sind die Präsentationszeiten auffallend wenig verschieden.

Wenn sich schließlich die Dauer der Einzelreizungen zu den Ruhepausen verhält wie 1 : 11, so erfolgt die Krümmung noch sehr viel später als bei den Vergleichspflanzen und dauert meist nur sehr kurze Zeit. Ihre Intensität ist stets sehr gering. Die Präsentationszeit ist ebenfalls größer als in den anderen Versuchen.

Unter den verschiedenen Versuchsbedingungen habe ich nun für die Präsentationszeiten bei den Epikotylen von *Vicia Faba* etwa folgende kleinste Werte erhalten[1]):

	bei kontinuierlicher Reizung	bei intermittierender Reizung		
		1 : 5	1 : 7	1 : 11
Präsentationszeit	6—7 Min.	6—7 Min.	7—8 Min.	12—15 Min.

Wie man sieht, sind diese Werte überraschend klein. —

Von Interesse ist bei den mitgeteilten Versuchen namentlich das Ergebnis, daß die Reaktion annähernd ebenso frühzeitig beginnt und annähernd ebenso intensiv wird, wenn man die Pflanzen eine bestimmte Zeit, zB. wenig länger als die Präsentationszeit, kontinuierlich, wie wenn man sie im ganzen ebensolange im Verhältnisse der Einzelreizungen zu den Ruhepausen von 1 : 5 intermittierend reizt. Daraus sieht man, daß sich im Gegensatze zu der Vermutung Czapeks (901, p. 128) die geotropische Wirkung der intermittierenden Reizung nicht erst nach längerer Dauer der

1) Je ungünstiger das Verhältnis der Reizdauer zur Ruhezeit für die erstere wurde, um so mehr Pflanzen fanden sich, bei denen die Präsentationszeit auch länger dauerte. Offenbar haben die individuellen Verschiedenheiten um so mehr Gelegenheit sich geltend zu machen, je schwächer die geotropischen Reizungen sind. Doch brauchte darauf keine Rücksicht genommen zu werden, wenn es sich darum handelte, zu ermitteln, wie klein die Präsentationszeiten überhaupt werden können.

intermittierenden Reizung äußert. Gegen diese Vermutung hatte sich übrigens auch schon Noll auf Grund einiger Versuche mit intermittierender Reizung ausgesprochen (900, p. 462 ff., 902, p. 406 ff.), ohne daß er die Frage gestellt und beantwortet hätte, in welcher Beziehung bei seinen Versuchen die Reaktionszeit bei intermittierender Reizung zu der bei kontinuierlicher Reizung stände. Gerade aus dem durch meine Versuche erbrachten Nachweise, daß die geotropische Wirkung bei der intermittierenden Reizung auch dann noch, wenn die Ruhezeiten die Reizzeiten schon an Dauer sehr weit, etwa um das fünffache, übertreffen, in fast ebensokurzer Zeit und mit fast eben derselben Intensität wie bei entsprechender kontinuierlicher Reizung eintritt, läßt sich ein Schluß ziehen, der für das Verständnis der Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung von Wichtigkeit ist. Man sieht aus dieser Tatsache nämlich, daß der Reaktionsvorgang bei intermittierender oder kontinuierlicher Einwirkung des Reizanlasses in seinen allerersten Anfängen nicht erst dann „ausgelöst“ wird, wenn die Reizdauer eine gewisse Größe erreicht hat, nämlich die Präsentationszeit, sondern daß die auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge schon durch eine schwache Reizung von ganz kurzer, weit unter der Präsentationszeit liegender Dauer eingeleitet werden. Vom Beginne der Reizung an ist bekanntlich eine bestimmte Zeitdauer dazu nötig, bis die Reaktion eintritt, die sog. Reaktionszeit. Die Dauer dieser Zeit ist in erster Linie abhängig von den inneren Eigenschaften der Pflanze und kann auch durch eine noch so intensive Erregung nicht über eine bestimmte Grenze gesteigert werden. Würden nun die auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge erst dann ausgelöst werden, wenn der Reiz die sog. Präsentationszeit überdauert hat, dann wäre nicht zu verstehen, wie die Reaktionszeiten annähernd gleich sein können, wenn die Präsentationszeit in einem Falle, bei kontinuierlicher Reizung, schon nach ca. 6 Minuten, im zweiten Falle, bei intermittierender Reizung, aber erst nach ca. 35 Minuten erreicht wird. Das Verhalten der Pflanze wird vielmehr nur verständlich, wenn man annimmt, daß schon durch die kürzesten Einzelreizungen die auf die sichtbare Reaktion hinarbeitenden Vorgänge beginnen, und daß diese Vorgänge, ehe die Erregung wieder völlig ausgeklungen ist, durch jede neue Reizung so lange eine gewisse Verstärkung erfahren, bis die Krümmung schließlich für uns sichtbar zutage tritt. Natürlich ist es nicht auffallend, daß die Krümmung allmählich immer langsamer erfolgt und geringer bleibt, je mehr sich das

Verhältnis der Reizzeit zur Ruhezeit zu ungunsten der Reizdauer verändert.

Daß die Gleichheit der Reaktionszeiten bei kontinuierlicher und bei intermittierender Reizung nicht etwa auf die, wenn auch geringen, Stöße zurückgeführt werden kann, die beim Umschlagen von einer Stellung in die andere eintreten, und ebensowenig allein auf die Auflösung der kontinuierlichen Reizung in eine Anzahl von Einzelreizungen, sondern nur auf die Verteilung der kurzen Einzelreizungen über einen langen Zeitraum, bedarf eigentlich keines Beweises: Der Erfolg tritt tatsächlich in derselben Weise ein, wenn die intermittierende Reizung nur aus zwei durch eine entsprechend lange Zeit getrennten Einzelreizungen, wobei nur 3 kleine Stöße in Betracht kommen, wie wenn sie aus sehr vielen und entsprechend viel kürzeren Einzelreizungen mit sehr vielen Stößen besteht. Daß es in der Tat nur auf die Verteilung dieser Einzelreizungen ankommt, kann man auch daraus ersehen, daß die Krümmung nicht schon wie in obigen Versuchen 30 Minuten nach Beendigung der Präsentationszeit eintritt, wenn man innerhalb der Präsentationszeit für kontinuierliche Reizung die kontinuierliche Reizung in eine größere Zahl sehr schnell aufeinander folgender Einzelreizungen auflöst, die von einer entsprechenden Zahl von kleinen Stößen begleitet sind.

Abschnitt XII.

Das Wesen der Präsentationszeit.

Wenn also die Präsentationszeit nach dem eben gesagten nicht als diejenige Zeit definiert werden darf, während deren der Reizanlaß auf die Pflanze einwirken muß, um die auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge (oder, wie man vielfach sagt, die Reaktion) auszulösen, worin ist dann das Wesen der Präsentationszeit zu suchen? Diese Frage ist bisher niemals hinreichend beantwortet worden. Ehe ich auf sie eingehe, möchte ich zunächst darauf hinweisen, daß in meinen Versuchen, die ich im vorigen Abschnitte mitgeteilt habe, die Präsentationszeiten für sämtliche Versuchspflanzen wesentlich kürzer gefunden wurden, als von anderer Seite angegeben ist. So beträgt die geotropische Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung nach meinen Beobachtungen für die Epikotyle von *Vicia Faba* 6–7 Minuten, für die Hypokotyle von *Helianthus annuus*

5—6 Minuten (Czapek: 20 Minuten) und für die Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* 6—7 Minuten (Czapek: 50 Minuten), sonach weniger als die Hälfte der Zeit, die Czapek annäherungsweise als die überhaupt zu beobachtende minimale geotropische Präsentationszeit angesetzt hatte (vgl. 898, p. 183 ff.). Nicht unerwähnt will ich lassen, daß nach meinen Beobachtungen bei allen drei Pflanzen die Dauer der Präsentationszeit genügt, damit die Stärkekörner teilweise von der unteren Querwand auf die untere Seitenwand hinüber wandern. Größer ist die Präsentationszeit nach meinen (allerdings nur wenigen) Versuchen bei den Keimlingen von *Sinapis arvensis*, *S. alba* und *Lens*, nämlich 20—25 Minuten.

Bei der Beurteilung des Wesens der Präsentationszeit läßt sich ganz allgemein sagen, daß die Präsentationszeit abhängig sein kann von sehr verschiedenen Größen, nämlich erstens von der Perzeptionszeit, zweitens von der Intensität der Perzeption und der Erregung in der ersten und in den weiteren aufeinander folgenden Zeiteinheiten der Reizung, drittens von dem Abklingen der Erregung und von dem Abklingen der Reaktion (Relaxationszeit) und viertens von der Reaktionszeit. Es ist nun zu erwägen, von welchen dieser Größen die Abhängigkeit besonders innig ist.

Wenn man zunächst einmal die geotropischen Präsentationszeiten bei verschiedenen Pflanzenarten miteinander vergleicht, gleiche Außenbedingungen und gleiche Größe des Reizanlasses vorausgesetzt, so kann, worauf bisher nicht hingewiesen wurde, keine Frage sein, daß die Präsentationszeit in erster Linie und in besonders hohem Maße von der Reaktionszeit und von der Relaxationszeit (sowie von dem Abklingen der Erregung) abhängig ist. Denn nach den Erfahrungen, die ich in diesem Abschnitte mitgeteilt habe, kann offenbar nur eine Reizung von so langer Zeitdauer eine Krümmung auslösen, daß die Erregung und die unsichtbaren Reaktionsvorgänge nicht vor dem Ablaufe der Reaktionszeit für die Krümmung ausklingen. Die Reaktionszeit ist nun eine Funktion der spezifischen Befähigung der Pflanze, somit zunächst von ihr abhängig. Dagegen hat auf die Reaktionszeit die Größe der Perzeptionszeit, wie ich noch im nächsten Abschnitte zeigen werde, so gut wie gar keinen, die Intensität der Perzeption und der Erregung nur einen sekundären Einfluß. Denn es liegt zB. durchaus kein Grund vor, anzunehmen, daß die Wurzeln und die Koleoptilen der Gräser den Schwerereiz in der Zeiteinheit intensiver perzipieren als die ausgewachsenen Halme. Die verschiedene

Dauer der Reaktionszeit bei den Halmen einerseits, bei den Wurzeln und Koleoptilen andererseits ist vielmehr offensichtlich in erster Linie abhängig von einer verschiedenen Reaktionsbefähigung. Ebenso wie die Reaktionszeit, so dürfte auch die Relaxationszeit in erster Linie von der spezifischen Befähigung der Pflanze abhängen. Wenn dies zunächst auch unentschieden bleiben muß, so ist doch aus meinen Überlegungen zu ersehen, daß die Präsentationszeit bei verschiedenen Pflanzen zunächst eine Funktion der verschiedenen Reaktions- und Relaxationsbefähigung ist. Beträgt also die Reaktionszeit 65 Minuten, und verhält sich die Relaxationszeit zur Reizdauer wie 12 : 1, Bedingungen, wie sie zB. bei *Vicia Faba* annäherungsweise erfüllt sind, so müßte mindestens etwas länger als 5 Minuten gereizt werden, damit eine Krümmung entstände. Beträgt (wie zB. bei den Keimlingen von *Sinapis alba*) die Reaktionszeit etwa 45—60 Minuten, und verhält sich die Relaxationszeit zur Reizdauer wie 2,5 : 1 oder 3 : 1, so muß die Präsentationszeit mindestens etwas größer sein als 11—17 Minuten. Ganz allgemein läßt sich obiger Satz so formulieren: Ist die Reaktionszeit gleich y Minuten, das Verhältnis der Relaxationszeit zur Expositionszeit gleich x : 1, so muß nach einer einfachen Rechnung[1])

$$\text{die Präsentationszeit} > \frac{y}{x+1}$$

sein. Je kleiner also die Relaxationszeit ist im Verhältnisse zur Reaktionszeit, um so größer muß die Präsentationszeit sein und umgekehrt Das wird denn auch durch die Erfahrung völlig bestätigt. Sie lehrt, daß die empirisch ermittelten Präsentationszeiten stets etwas größer sind als der theoretisch ermittelte Mindestwert $\frac{y}{x+1}$. Sie scheinen nur ganz wenig größer zu sein als dieser Wert, wenn die Relaxationszeiten im Verhältnisse zu den Reaktionszeiten sehr groß sind (*Phaseolus, Vicia, Helianthus*); der Unterschied scheint dagegen bedeutender, wenn die Relaxationszeiten im Verhältnis zu den Reaktionszeiten sehr klein sind (*Sinapis, Lens*). Dies wäre auch sehr wohl zu verstehen. Es

---

1) $y >$ Präsentationszeit + Relaxationszeit,
Präsentationszeit : Relaxationszeit = 1 : x.
Aus beidem folgt Präsentationszeit $> \frac{y}{x+1}$.

scheint also, als ob die Präsentationszeit auch eine Funktion sei der Geschwindigkeit des Abklingens der motorischen Vorgänge. —

Man muß nun nicht nur die Präsentationszeiten bei verschiedenen Pflanzenspezies, gleiche Außenbedingungen vorausgesetzt, miteinander vergleichen, sondern auch die Präsentationszeiten bei ein und derselben Spezies, wenn die Außenbedingungen, die Größe des Reizanlasses und die innere Befähigung sich ändern, und untersuchen, in Abhängigkeit von welchen Variablen alsdann die Präsentationszeit vornehmlich an Größe abnimmt oder zunimmt. Daß die Präsentationszeit bei ein- und derselben Pflanze verschieden sein kann, ist ja durch verschiedene Versuche und Beobachtungen sicher erwiesen. Wenn auch ein entscheidendes Urteil erst nach sorgfältiger Ermittlung der einzelnen in Betracht kommenden Größen möglich sein wird, so ist es doch nach den bisherigen Erörterungen selbstverständlich, daß die Präsentationszeit auch bei ein- und derselben Pflanze beeinflußt werden muß durch die Veränderungen in der Größe der Reaktionszeit und der Relaxationszeit, da ja der Wert $\frac{y}{x+1}$ als Mindestwert für die Präsentationszeit bestehen bleibt. Sonach muß, je kleiner die Reaktionszeit wird im Verhältnisse zur Relaxationszeit, um so kleiner auch die Präsentationszeit werden, und umgekehrt. Vielfach scheint nun tatsächlich nach meinen Beobachtungen die Reaktionszeit in umgekehrtem Sinne wie die Relaxationszeit verändert zu werden: je kleiner die Reaktionszeit wird, um so größer wird vielfach (ob immer?) die Relaxationszeit. Durch diese Einflüsse wird, wie es ja sein muß, die Präsentationszeit verkleinert, und zwar nach meinen Beobachtungen in der Weise, daß sie immer etwas größer bleibt als der Minimalwert $\frac{y}{x+1}$. So haben beispielsweise 1—2 cm lange Epikotyle von *Vicia Faba* eine größere Reaktionszeit als solche von 3—5 cm Länge; dementsprechend ist die Relaxationszeit kleiner, die Präsentationszeit aber größer als bei den größeren Keimlingen. Was hier durch die Jugend der Keimlinge bedingt wird, kommt in anderen Fällen, so zB., wie ich früher gezeigt habe, bei *Phaseolus*-Epikotylen, durch Einflüsse zustande, die sich vorläufig jeder Einsicht entziehen. Da also die Präsentationszeit eine Funktion der Reaktionszeit und der Relaxationszeit ist, so kann offenbar ein konstantes Verhältnis zwischen ihr und der Re-

aktionszeit, oder zwischen ihr und der Relaxationszeit nicht bestehen.

Erfahrungsgemäß hängt nun aber bei ein- und derselben Pflanze die Größe der Reaktionszeit auch ab von der Größe des Reizanlasses und von der Intensität der Erregung. Je intensiver die Erregung ist, um so kleiner ist die Reaktionszeit, aber um so größer die Relaxationszeit. Nach meinen Beobachtungen, die in dieser Arbeit mitgeteilt sind, scheint es, als ob das Verhältnis dieser beiden Zeiten, abgesehen von der spezifischen Befähigung, im wesentlichen durch die Intensität der Erregung bestimmt werde. Da also die Reaktions- und die Relaxationszeiten von der Größe des Reizanlasses und von der Größe der Erregung abhängen, so muß mit der Veränderung des Wertes $\frac{y}{x+1}$ notwendigerweise auch die Präsentationszeit indirekt von der Größe der Erregung abhängen.

Sehr wenig wahrscheinlich ist es, daß die Perzeptionszeit irgend einen Einfluß auf die Präsentationszeit hat, da jene Zeit ja, wie ich gezeigt habe, verschwindend klein ist. Dagegen muß die wichtige Frage aufgeworfen werden, ob nicht die Präsentationszeit vielleicht auch direkt von der Größe der Erregung in der Zeiteinheit abhängt. Es ist zu erwägen, ob nicht sie es ist, die zuerst durch die Variation der Erregungsintensität beeinflußt wird, und ob nicht erst durch die Veränderung der Präsentationszeit sekundär die Reaktionszeit sich ändert. Denn ebenso wie die Präsentationszeit eine Funktion ist von der Reaktions- und der Relaxationszeit, so könnte auch die Reaktionszeit als eine Funktion der Präsentationszeit und der Relaxationszeit aufgefaßt werden. Bisher hat man, soweit man sich überhaupt mit dem Wesen der Präsentationszeit beschäftigt hat, stets, wie mir scheint in durchaus einseitiger Weise, angenommen, daß die Präsentationszeit bei der Änderung der Erregungsintensität das primär beeinflußte sei, und hat sich damit, glaube ich, eine Einsicht in das Wesen der Präsentationszeit verschlossen. Diese Annahme ging von der Ansicht aus, daß die Präsentationszeit diejenige Reizdauer sei, die notwendig ist, um die auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge auszulösen[1]). Man nahm

---

1) Die Definition von Czapek (901, p. 128): „diejenige Reizungsdauer, welche eben noch Reizreactionen hervorrufen kann", wie auch die entsprechende von Haberlandt (903, p. 487) „die minimale Reizungsdauer, die eben noch zur erfolgreichen Perzeption des Reizes führt" sagt, wie hier ganz nebenbei bemerkt sei, natürlich über das Wesen der Präsentationszeit nichts aus.

bei dieser Begriffsbestimmung keinerlei Rücksicht auf die Relaxationszeit. Der von mir erbrachte Nachweis, daß schon durch eine Reizung von weit kürzerer als Präsentationszeitdauer die auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge ausgelöst werden, zeigte mir, daß die bisherige Auffassung der Präsentationszeit nicht richtig sein kann. Die nunmehr vorliegenden Tatsachen zwingen einen bei umfassenderer Beurteilung von dem meinerseits gewählten Ausgangspunkte aus, das Wesen der Präsentationszeit in der angegebenen Richtung zu suchen, wenn man nicht auf eine Einsicht in diese Zeit gänzlich verzichten will. Und deshalb glaube ich auch annehmen zu müssen, daß die Präsentationszeit bei der Änderung der Erregungsintensitäten das sekundär beeinflußte, die Reaktionszeit aber und die Relaxationszeit das primär beeinflußte sind.

Aber selbst wenn diese Auffassung sich nicht allgemein als richtig erweisen sollte, so wäre es doch in keinem Falle angängig, allein aus der Tatsache, daß durch irgend einen äußeren Einfluß die Präsentationszeit und die Reaktionszeit verkürzt wird, den Schluß zu ziehen, dieser Einfluß müsse das Perzeptionsvermögen oder die Erregung gesteigert haben. Denn diese Tatsache läßt nicht erkennen, ob nicht der Einfluß nur das Reaktionsvermögen, und dadurch indirekt die Präsentationszeit, oder auch das Reaktionsvermögen und die Erregung verändert hat. Wissen wir doch durch Czapeks Untersuchungen (895), daß das Perzeptions- und das Reaktionsvermögen in hohem Maße unabhängig von einander durch Änderung der Außenbedingungen beeinflußt werden können. Dies alles hat Haberlandt bei der Interpretation seiner Schüttel- und Stoßversuche nicht genügend beachtet (903, p. 489 ff.). Dieser Forscher hat bekanntlich die interessante Tatsache festgestellt, daß durch Schütteln und Stoßen während der geotropischen Reizung die Präsentationszeit und die Reaktionszeit wesentlich abgekürzt werden können. Er erklärt diesen Erfolg ohne zwingenden Grund mit der Annahme, daß die Erregung in den geschüttelten Pflanzen intensiver war, weil die Stärkekörnchen „gewaltsam in die sensiblen Plasmahäute hineingetrieben“ wurden. Der Gedanke, daß durch das Schütteln und Stoßen vielleicht nur das Reaktionsvermögen beeinflußt worden sein könnte, aber nicht die Erregung, ist nicht berücksichtigt. Eine Entscheidung darüber lassen auch die Schüttelversuche von F. Darwin (903a, p. 362 ff.) nicht zu. F. Darwin zeigte, daß durch Schütteln und Stoßen während der Reizung wohl die geotropische, nicht aber die heliotropische Krümmung verstärkt

wird gegenüber den nicht geschüttelten Pflanzen. Diese Versuche beweisen nur, daß die heliotropische Krümmung nicht beeinflußt wird, aber nicht, daß bei dem geotropischen Reizprozesse gerade nur die Erregung und nicht etwa der Ablauf der motorischen Vorgänge beschleunigt wird. Denn wir haben durchaus keinen Grund anzunehmen, daß vom Übergange der sensorischen zu den motorischen Vorgängen alle Glieder der Reaktionskette bei der geotropischen und heliotropischen Krümmung in gleicher Weise ablaufen. Eine Entscheidung darüber, ob Haberlandt und F. Darwin mit ihrer Auffassung Recht haben, wird erst durch neue Versuche möglich sein. Leider stand mir kein Apparat zur Verfügung, um sie selbst auszuführen. Auch stehen ja solche Versuche nur in lockerem Zusammenhange mit dem eigentlichen Thema meiner Arbeit. Denn wenn auch nachgewiesen wäre, daß durch das Schütteln die Erregung gesteigert werde, so ließe sich daraus doch noch nicht der Schluß ziehen, daß die Präsentationszeit direkt und die Reaktionszeit indirekt beeinflußt worden sei, da erfahrungsgemäß durch Steigerung der Erregung die Reaktionszeit verkürzt wird und damit auch indirekt die Präsentationszeit verkleinert werden muß. —

Wenn die Auffassung richtig ist, die ich in diesem Abschnitte über das Wesen der Präsentationszeit entwickelt habe, so ist die Präsentationszeit wohl am besten zu bestimmen als die Zeit, während deren ein Reizanlaß wirksam sein muß, damit die ausgelösten reaktiven Vorgänge nicht innerhalb der Reaktionszeit für die Krümmung wieder so weit ausklingen, daß eine sichtbare Krümmung unterbleibt. Damit verliert diese Zeit natürlich nicht den Charakter eines Schwellenwertes für die Krümmung. Über das Wesen der Schwellenwerte wissen wir ja noch sehr wenig. Dasselbe dürfte, wie ich glaube, wenigstens in vielen Fällen mit großer Wahrscheinlichkeit darin beruhen, daß eben die Reaktionen, in bezug auf welche die Reizungen Schwellenwerte sind, eine gewisse Zeit brauchen, bis sie eintreten, und daß die Reizung infolgedessen so lange dauern muß, daß die Erregung oder die auf die Reaktion hinarbeitenden Vorgänge nicht vor dem sichtbaren Eintritte der Reaktion wieder völlig ausklingen. Wäre dem so, dann müßten also auch Impulse, die unterhalb der Schwelle bleiben, wenigstens zum Teil noch perzipiert werden, wenn sie auch nicht mehr mit Auslösung einer — subjektiven oder objektiven — Reaktion empfunden werden. Diese letzte Folgerung zieht zB. auch neuerdings

Pfeffer (904, p. 621) gerade aus den Erfolgen der intermittierenden geotropischen Reizung mit Impulsen, die kürzer dauern als die Präsentationszeit. —

Die Erwägungen, die ich in diesem Abschnitte über die geotropische Präsentationszeit angestellt habe, und die sicherlich durch eine eingehende Untersuchung des Einflusses der Außenbedingungen auf die geotropische Empfindlichkeit noch manche wichtige Stütze finden würden, werden aller Voraussicht nach auch für die Präsentationszeiten bei anderen Reizprozessen Gültigkeit haben. Dies läßt sich freilich erst beurteilen, wenn diese Zeiten sowie die Reaktionszeiten und vor allem die Relaxationszeiten näher untersucht sind, als es bisher der Fall ist.

Abschnitt XIII.

Die geotropische Reaktionszeit bei der intermittierenden Reizung.

Die Versuche, die ich im vorvorigen Abschnitte mitgeteilt habe, geben nun auch Aufschluß über die Reaktionszeit bei der intermittierenden Reizung. Über sie lagen bisher nur spärliche, auf gelegentlichen Beobachtungen beruhende Angaben vor. Wachtel (vgl. das Referat von Rothert 899, p. 232) erhielt bei Wurzeln (welcher Spezies?) schon nach 3 ½ Stunden „starke Krümmungen“, als er die Einzelreizungen je 5 Minuten, die Ruhepausen je 30 Minuten dauern ließ. Noll beobachtete bei Senfkeimlingen nach 2—2 ½ Stunden ausgesprochene Krümmungen bei je 10 Minuten Reizung und je 30 Minuten Ruhe, Jost (vgl. Noll 902, p. 408) an Linsenwurzeln Krümmungen nach 3 Stunden bei je 50 Sekunden Reizung und je 150 Sekunden Vertikalruhe oder je 2 Minuten Reizung und je 6 Minuten Ruhe.

Eingehende Untersuchungen über die Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Reizkraftgröße, von dem Ablenkungswinkel aus der Ruhelage und von der Reizdauer bei kontinuierlicher Reizung verdanken wir bekanntlich Czapek (895, p. 292 ff.; 898, p. 186 ff.). Er wies nach, daß die Reaktionszeit bei kontinuierlicher Reizung schon infolge von verhältnismäßig schwachen Impulsen ihre minimale Größe erreicht, mag nun die geringe Größe des Impulses bedingt sein durch eine kleine Reizkraftgröße der Massenbeschleunigung oder durch die Kleinheit des Ablenkungswinkels aus der Ruhelage oder schließlich durch die kurze Reizdauer. Ich kann

Czapeks Angaben z. T. bestätigen, wenn ich auch glauben möchte, daß die minimale Größe der Reaktionszeit noch eher erreicht wird, als Czapek angibt. Dies bleibt noch genauer zu untersuchen.

Eine ähnliche Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Größe der Impulse kann man nach meinen Beobachtungen auch für die intermittierende Reizung feststellen.

Doch ist bei dieser Art der Reizung eine andere Frage von viel größerem Interesse, nämlich diejenige, in welcher Weise die Reaktionszeit abhängig ist von der Dauer der Einzelreizungen, von der Gesamtdauer der Reizungen und von der Dauer der Ruhezeiten. Die anderen Fragen nach der Abhängigkeit von der Reizkraftgröße und von der Größe der Ablenkungswinkel haben daneben nur eine sekundäre Bedeutung. Sie lassen sich, wenn nur jene Hauptfrage gelöst ist, nach den Ergebnissen der Versuche mit kontinuierlicher Reizung, wenigstens annäherungsweise, beantworten. Ich habe deshalb in dieser Richtung Versuche nicht angestellt.

Die Dauer der Einzelreizungen hat auf die Reaktionszeit fast gar keinen wesentlichen Einfluß. Von Bedeutung ist nur, ob sie kürzer oder länger dauern als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung. Es empfiehlt sich daher, wenn man die Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Gesamtdauer der Einzelreizungen und von der Dauer der Ruhezeiten betrachten will, eine scharfe Scheidung vorzunehmen zwischen der intermittierenden Reizung mit solchen Einzelreizungen, die länger dauern als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, und mit solchen Reizungen, die kürzer dauern als diese Zeit.

Währen die Einzelreizungen länger oder ebenso lange wie die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, so wird die Krümmung immer früher beginnen, als sie eintreten würde, wenn man die kontinuierliche Reizung nur während der Präsentationszeit dauern läßt, einfach deshalb, weil in diesem Falle natürlicherweise die Dauer der Reizung kürzer ist als die Gesamtdauer der Einzelreizungen in jenem. Im übrigen wird bei der intermittierenden Reizung die Reaktion um so eher beginnen — so weit überhaupt noch eine Abkürzung der Reaktionszeit möglich ist —, je größer die Gesamtdauer der Einzelreizungen ist, und je kürzer die Ruhepausen sind. Jedoch ist es nicht gleichgültig für die Beeinflußbarkeit der Reaktionszeit durch die Einzelreizungen, in welchem Verhältnis die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung zur Reaktionszeit steht. Bei solchen Pflanzen, bei denen

die Präsentationszeit zB. 30 Minuten, die einer Reizung von Präsentationszeitdauer entsprechende Reaktionszeit 1 Stunde beträgt, wird die Reaktionszeit nur dann durch die Einzelreizungen beeinflußt werden können, wenn die Ruhezeiten zwischen den Reizungen weit kürzer sind als die Reizungen selbst, weil nur in diesem Falle die Gesamtdauer der Reizungen, von denen ja jede ebenso lange oder länger währen soll als die Präsentationszeit, die Einzelreizung an Größe übertreffen kann, und nur dadurch vor dem Ablaufe der Reaktionszeit zu der ersten Reizung überhaupt noch eine zweite hinzugefügt werden kann. Bei solchen Pflanzen dagegen, bei denen die Präsentationszeit zB. 5 Minuten beträgt, die entsprechende Reaktionszeit dagegen 1 Stunde, wird die Reaktionszeit auch dann durch die Einzelreizungen verkürzt werden können, wenn die Einzelreizungen durch Ruhezeiten von sehr viel längerer Dauer getrennt sind, weil die innerhalb der Reaktionszeit mögliche Gesamtdauer der Reizungen die Einzelreizungen nun an Größe weit übertreffen kann. Immerhin wird auch in diesem Falle die minimale Größe der Reaktionszeit um so eher erreicht, je größer die Gesamtdauer der Einzelreizungen und je kürzer die Ruhezeiten sind. Da aber, wie die Erfahrung lehrt, die Reaktionszeit schon bei einer verhältnismäßig geringen Erregung ihren minimalen Betrag annimmt, so ist es, falls nur die Einzelreizungen größer sind als die Präsentationszeit, schon durch eine geringe Zahl solcher Reizungen möglich, die Reaktionszeit bis auf das Minimum zu verkleinern. Ich habe schon im Abschnitte XI gezeigt, daß für die Intensität und den zeitlichen Beginn der geotropischen Krümmungen die Gesamtdauer der Reizungen von weit größerer Bedeutung ist als der Zeitraum, über den sich die Einzelreizungen verteilen, wenigstens so lange die Ruhepausen den Reizzeiten an Dauer nicht allzu sehr überlegen sind. So konnte zB. für *Vicia Faba* und für *Helianthus* bei der intermittierenden Reizung das Verhältnis der Ruhepausen zu den Reizzeiten noch 5 : 1 sein, ohne daß sich gegenüber der kontinuierlichen Reizung ein wesentlicher Unterschied im Beginne der Reaktionen nachweisen ließ, falls nur die kontinuierliche Reizung der Summe der Einzelreizungen an Dauer gleichkam. Bei anderen Gewächsen wird dieses „Grenzverhältnis“ ein ganz anderes sein können. Es dürfte, worauf ich schon an anderer Stelle hingewiesen habe, abhängig sein von der Zeit, die nötig ist, bis eine Erregung oder die auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge wieder abklingen. Wenn sich die Ruhezeiten in ihrem Verhältnisse zu den Reizzeiten

innerhalb dieser Grenzen halten, so kommt es, wenn man die Reaktionszeit verkürzen will, also weniger darauf an, daß man die Ruhezeiten möglichst klein macht, als darauf, daß man die Gesamtdauer der Einzelreizungen entsprechend groß wählt. Man ist nicht berechtigt zu schließen, daß, je größer die Ruhepausen sind, um so größer auch die Gesamtdauer der Reizungen sein müsse, um die Reaktionszeit günstig zu beeinflussen.

Ich wende mich nun der zweiten Möglichkeit zu, daß die Einzelreizungen kürzer sind als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung. Von fundamentaler Wichtigkeit ist hier die von mir in Abschnitt XI erwiesene Tatsache, daß die Reaktion nicht erst dann ausgelöst wird, wenn die Gesamtdauer der Einzelreizungen der Präsentationszeit gleich geworden ist, sondern daß die auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge schon mit der kürzesten Einzelreizung, die überhaupt noch perzipiert wird, beginnen, und daß auch bei sehr kurz dauernden Einzelreizungen, falls nur für eine genügend oftmalige Wiederholung und für eine entsprechende Kleinheit der Ruhepausen gesorgt wird, die Reaktion fast ebenso oder ebenso frühzeitig beginnen kann wie bei kontinuierlicher Reizung. Daraus geht aber hervor, daß es für die Größe der Reaktionszeit gleichgültig ist, wie lange die Einzelreizungen dauern. Es kommt vielmehr alles an auf die Gesamtdauer der Reizungen und auf die Dauer der Ruhezeiten. Voraussetzung ist natürlich bei beiden, daß sie von vornherein mindestens so gewählt werden, daß überhaupt eine geotropische Krümmung möglich ist. Da ist zunächst auf die in Abschnitt XI ermittelte Tatsache hinzuweisen, daß nur dann eine Reaktion erfolgt — wenigstens bei den von mir geprüften Pflanzen, andere könnten sich möglicherweise anders verhalten —, wenn die Gesamtdauer der Einzelreizungen der Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung entspricht. Aber auch in diesem Falle wie auch sonst bei beliebig größerer Gesamtdauer der Einzelreizungen tritt nur dann eine Krümmung ein, wenn die Ruhepausen kürzer sind als die Relaxationszeiten der Reizungen. Da nun die Relaxationszeiten sehr verschieden sind bei differenten Gewächsen, so wird auch das Verhältnis der Ruhepausen zu der Dauer der Einzelreizungen bei verschiedenen Pflanzen verschieden weit zu ungunsten der Reizungen verändert werden können, bis die Grenze der Reaktionsmöglichkeit erreicht wird. An manchen Pflanzen wird noch bei sehr langen Ruhepausen eine Krümmung eintreten. Dies ist der Fall bei

solchen Gewächsen, bei denen die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung im Verhältnis zur Reaktionszeit sehr kurz ist, da ich ja im Abschnitt XII gezeigt habe, daß eine enge Beziehung zwischen Relaxationszeit, Präsentationszeit und Reaktionszeit besteht. Wie in jenem Falle, wo die Einzelreizungen bei der intermittierenden Reizung längere Zeit dauern als die Präsentationszeit, so wird auch in demjenigen, wo sie kürzere Zeit währen, vor allem bei diesen Pflanzen die Reaktionszeit günstig beeinflußt werden können, weil die Möglichkeit bei ihnen größer ist als bei den übrigen, die Gesamtdauer der Reizungen innerhalb der Reaktionszeit zu vergrößern. Nach meinen früheren Ausführungen ist es begreiflich, daß die Krümmung um so eher eintritt, je größer die Gesamtdauer der Einzelreizungen ist, und je kürzer die Ruhepausen dauern. Wie weit die Reaktionszeit durch die Vergrößerung der Summe der Einzelreizungen verkleinert werden kann, das ist nun in erster Linie abhängig von der Dauer der Ruhepausen. Im Gegensatze zu der intermittierenden Reizung mit solchen Einzelreizungen, die länger währen als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, ist nämlich bei der intermittierenden Reizung mit kürzeren Einzelreizungen die Reaktionszeit nicht immer mindestens ebenso groß wie bei kontinuierlicher Reizung von Präsentationszeitdauer. Sie kann auch wesentlich länger sein. Ob sie ebenso groß oder größer ist wie bei einer solchen kontinuierlichen Reizung, das hängt vor allem oder allein ab von der Dauer der Ruhepausen, nicht aber von der Gesamtdauer der Reizungen, da ich ja gezeigt habe, daß — wenigstens bei den von mir untersuchten Pflanzen — die Gesamtdauer der Einzelreizungen nicht kleiner sein darf als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, wenn überhaupt eine Krümmung erfolgen soll. Ist sie aber so groß, so entscheidet die Dauer der Ruhepausen darüber, ob die Krümmung ebenso zeitig oder später eintritt wie nach entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Es läßt sich nun an der Hand meiner Versuche sagen, bis zu welcher Dauer der Ruhepausen die Reaktion ebenso zeitig beginnt, und von welcher Dauer ab sie später eintritt. Bei meinen Versuchspflanzen begann die Krümmung noch annähernd ebenso frühzeitig und schritt ungefähr im gleichen Maße fort wie bei der kontinuierlichen Reizung, wenn die Ruhepausen sich zu den Reizzeiten verhielten wie 5 : 1, falls nur die Gesamtdauer der Reizungen gleich gewählt wurde. Schon vorhin wurde darauf hingewiesen, daß bei anderen Pflanzen dieses Verhältnis ein anderes sein wird.

Denn es hängt offenbar ab von der Größe der Relaxationszeit. Bei *Vicia Faba* und *Helianthus* müssen die Ruhepausen in ihrem Verhältnis zu den Reizungen mindestens je etwas mehr als halb so groß sein wie die Relaxationszeiten, wenn die Reaktionszeit ebenso klein sein soll, wie nach entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Es ist nicht unmöglich, daß eine ähnliche Gesetzmäßigkeit für Reizungen, die kleiner sind als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, sich auch an Pflanzen mit wesentlich kleineren Relaxationszeiten wird nachweisen lassen. Je mehr die Ruhezeiten über dieses Grenzverhältnis hinaus zu ungunsten der Reizzeiten verlängert werden, um so später tritt die Reaktion ein, und um so größer muß, wie ich in Abschnitt XI gezeigt habe, die Gesamtsumme der Einzelreizungen sein, damit überhaupt noch eine Krümmung erfolgt. Denn die Präsentationszeit bei der intermittierenden Reizung, die bei dem Verhältnisse der Ruhepausen zu den Reizzeiten von 5 : 1 noch annähernd ebenso klein war wie die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, nimmt mit der weiteren Vergrößerung der Ruhezeiten zunächst langsam, dann immer schneller an Größe zu, bis sie den Wert Null erreicht, wenn die Ruhepausen die Größe der Relaxationszeit erreichen. Auch dies wird, wenn auch mit Variationen, trotz aller Verschiedenheiten der Relaxationszeiten bei allen Gewächsen zutreffen. Natürlich wird bei jedem beliebigen Verhältnisse der Ruhepausen zu den Reizzeiten die Reaktionszeit dann günstig beeinflußt werden, d. h. um etwas verkleinert werden, wenn die Gesamtdauer der Einzelreizungen größer gewählt wird, als die Präsentationszeit bei intermittierender Reizung beträgt. Übrigens tritt das überhaupt mögliche Minimum der Reaktionszeit bei einer kleineren Gesamtdauer der Einzelreizungen ein, wenn die Ruhepausen im Verhältnis zu den Reizungen kurz sind, als wenn sie lang sind.

Bei den bisherigen Erörterungen wurde die Annahme gemacht, daß die sämtlichen Außenbedingungen konstant gehalten werden. Selbstverständlich wird auch durch die Variation der Außenbedingungen die Reaktionszeit in weiten Grenzen veränderlich sein. Eine solche Variation habe ich bisher nicht vorgenommen, doch läßt sich ziemlich klar überblicken, in welcher Hinsicht sie sich geltend machen wird. Es wird nämlich, um ein Urteil zu gewinnen über die Reaktionszeit bei intermittierender Reizung, im wesentlichen darauf ankommen, zu wissen, ob und inwieweit die Veränderung der Außenbedingungen die Reaktionszeit und die Relaxa-

tionszeit bei kontinuierlicher Reizung in hemmendem oder beschleunigendem Sinne beeinflußt, und zwar deshalb, weil die dritte noch in Betracht kommende Größe, die Präsentationszeit, in bestimmtem Verhältnisse steht zu der Relaxationszeit, wie auch zu der Reaktionszeit. Auch darauf habe ich schon früher hingewiesen. —

Wenn man alle die Tatsachen, die auf den letzten Seiten mitgeteilt sind, und die Folgerungen, die ich aus ihnen gezogen habe, in Betracht zieht, so ist es nicht schwer, für einen gegebenen Fall intermittierender Reizung die Größe der Reaktionszeit bei einer bestimmten Konstellation der Versuchsbedingungen vorauszusehen, falls man nur die Präsentationszeit, die Reaktionszeit und die Relaxationszeit bei kontinuierlicher Reizung kennt, und wenn man weiß, bei welchem Verhältnisse der Ruhepausen zu den Reizzeiten die Reaktionszeit bei intermittierender Reizung anfängt länger zu dauern als die Reaktionszeit bei entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Auch kann es nach meinen Beobachtungen in keiner Hinsicht mehr wundernehmen, daß Wachtel, Jost und Noll bei ihren Versuchsanordnungen nach 2—4 Stunden „schon" Krümmungen an ihren Versuchspflanzen bei intermittierender Reizung beobachtet haben. Aus der Verlängerung der Reaktionszeit gegenüber der kontinuierlichen Reizung läßt sich ersehen, daß bei ihrer Versuchsanordnung das Verhältnis der Ruhepausen zu den Reizzeiten schon ziemlich ungünstig für die letzteren gewesen ist, und daß die Ruhepausen sich schon ziemlich der Relaxationszeit genähert hatten. Das geht ja auch aus ihren Angaben, wenigstens denen Nolls und Josts, deutlich hervor.

Abschnitt XIV.

Die gegenseitige Beeinflussung zweier geotropischer Reizungen.

Die Methoden, mit denen ich in dieser Arbeit hauptsächlich gearbeitet habe, liefen im wesentlichen darauf hinaus, Pflanzen auf entgegengesetzten Seiten mit gleicher oder auch mit ungleicher Intensität geotropisch zu reizen. Ich zeigte, daß eine Krümmung völlig unterbleibt, wenn man eine Pflanze bei nicht zu langer Dauer der Einzelreizungen intermittierend gleich lange auf entgegengesetzten Seiten geotropisch reizt. Diese Tatsache gab noch zu einigen Fragestellungen Anlaß, die z. T. wenigstens einer experi-

mentellen Behandlung zugängig waren. Vor allem nämlich war zu untersuchen, welche Glieder des Reizvorganges bei der Reizung opponierter Seiten so beeinflußt werden, daß eine Krümmung in dem einen oder in dem anderen Sinne unterbleibt. Sodann war die Frage zu beantworten, ob nur Reizungen auf genau entgegengesetzten Seiten sich so beeinflussen, daß eine Krümmung ausbleibt, oder ob auch andere Reizungen dies tun, etwa solche, die unter einem rechten Winkel an der Pflanze erteilt werden.

Ich werde mich zunächst zu einer Diskussion der ersten Frage. Ich gehe aus von zwei geotropischen Reizungen gleicher Dauer, die an einem parallelotropen Organe nacheinander auf genau entgegengesetzten Seiten erfolgen und zwar in ein und demselben Ablenkungswinkel. Währen die Reizungen nur wenig länger als die Präsentationszeit, etwa 6—10 Minuten, so unterbleibt z. B. an den Epikotylen von *Vicia Faba* jede Krümmung, wenn die Pflanze nach Beendigung der zweiten Reizung auf dem Klinostaten gedreht wird. Dauern sie dagegen viel länger als die Präsentationszeit, etwa 30 bis 60 Minuten, so beginnt bei der Drehung auf dem Klinostaten die der ersten Reizung entsprechende Krümmung, schreitet aber längst nicht so weit fort wie bei alleiniger Reizung dieser Seite, sondern wird schon nach kurzer Zeit wieder ausgeglichen, worauf eine annähernd ebenso große Krümmung nach der Gegenseite (entsprechend der zweiten Reizung) eintritt. Aus diesen Beobachtungen, wie sie ähnlich auch schon Czapek, F. Darwin und Miß Pertz gemacht haben, geht hervor: erstens, daß die erste Reaktion durch die zweite Reizung dann völlig gehemmt wird, wenn die erste Reizung kurze Zeit dauert, daß sie nur teilweise gehemmt wird, wenn sie länger dauert, wobei die Hemmung sich umso später bemerkbar macht, je länger die erste Reizung währt; zweitens daß die zweite Induktion durch die erste nicht hemmend beeinflußt wird, denn sonst wäre es nicht möglich, daß sie die erste Reaktion ganz verhindern könnte; drittens, daß die erste Induktion die der zweiten entsprechende Reaktion ganz oder teilweise hemmt, und zwar umso vollständiger, je kürzer die Reizung währt; und viertens, daß eine gewisse Zeit verstreichen muß, bis die zweite Reizung die erste Induktion hemmend beeinflussen kann, denn im andern Falle würde ja bei einer Reizung von 30—60 Minuten Dauer keine Krümmung zustande kommen können.

Die Reizungen könnten einander nun beeinflussen in den Perzeptionsvorgängen, in den Reizleitungsvorgängen, in den Reaktions-

vorgängen oder auch in den Übergangsgliedern zwischen diesen Teilprozessen des Reizvorganges. Mit Sicherheit läßt sich nur soviel sagen, daß eine zweite geotropische Induktion nicht die Perzeption bei der ersten Reizung hemmend beeinflussen kann; denn sie beginnt ja erst, nachdem die erste Reizung schon vollzogen ist. Außerdem wissen wir aus meinen Versuchen, daß selbst eine äußerst kurze Einwirkung des Schwerereizes schon perzipiert wird. Ebensowenig aber kann die erste Reizung die zweite Perzeption hemmend beeinflussen, denn es wäre bei dieser Annahme nicht zu verstehen, warum die zweite Erregung die erste Reaktion völlig hemmen kann[1]). Das wäre in diesem Falle nur möglich, wenn unter dem Einflusse der ersten Induktion die zweite überhaupt gänzlich anders verliefe, sodaß also eine ganz andere Erregung bei der zweiten Perzeption veranlaßt würde. Etwas derartiges ist aber ausgeschlossen, da ja die zweite Perzeption sofort eine Krümmung zur Folge hat, wenn die erste Reizung lange genug gedauert hat, um sich auch ihrerseits durch eine Krümmung bemerkbar zu machen. Also muß die beobachtete Hemmung in einem anderen Teile des Reizvorganges gesucht werden. Pfeffer hat kürzlich (904, zB. p. 361, 555, 568) darauf hingewiesen, daß es beim Gegeneinanderwirken von Induktionen wohl vielfach nicht bis zu einem Gegeneinanderarbeiten der Reaktionen komme, sondern daß eine Hemmung wohl schon in den sensorischen Prozessen eintrete. In der Tat konnte ich dies ja für die allseits haptotropischen Ranken mit Sicherheit folgern (vergl. 903, p. 625ff.). Ob es sich bei den geotropischen Reizungen ebenso verhält, läßt sich ohne sehr eingehende Kenntnis des Wachstumsvorgänge bei der Krümmung nicht sicher entscheiden. Die Tatsache, daß eine geraume Zeit verstreichen muß, bis der perzipierte Reiz seine hemmende Wirkung geltend macht, ist selbstverständlich nicht zugunsten des Schlusses zu verwerten, daß die Hemmung durch Gegeneinanderwirken der Reaktionen erfolgen müsse. Daß die Hemmung in der Tat nicht allein in dem Antagonismus der Reaktionen zu suchen ist, sondern schon in früheren Teilen des Reizvorganges vor sich gehen muß, läßt sich aus einigen Versuchen von mir entnehmen. Ich habe in Abschnitt II gezeigt, daß die Krüm-

1) Es ist also nicht wohl möglich, aus den Versuchen, wie Czapek es tut, zu folgern (895b, p. 349), daß bei zwei aufeinander folgenden, im entgegengesetzten Sinne erteilten, gleichartigen Induktionen eine Hemmung der zweiten Reaktion niemals vorkomme.

mungen ganz gleich intensiv werden, wenn ich Pflanzen gleiche Zeiten lang in der Lage — 45° und in der Lage ± 0° geotropisch reize. Würde nun die Hemmung der Induktionen allein in den Reaktionen zu suchen sein, so müßte jede Krümmung ausbleiben, wenn ich eine Pflanze auf entgegengesetzten Seiten abwechselnd in den Stellungen ± 0° und — 45° intermittierend reize. Das ist aber wie ich gezeigt habe, durchaus nicht der Fall. In welchem früheren Gliede des Reizvorganges die Hemmung erfolgt, das läßt sich aber aus dieser Tatsache nicht ersehen. Andere, vielleicht noch lehrreichere Versuche werde ich im folgenden mitteilen. Ehe ich über sie berichte, möchte ich nur noch darauf hinweisen, daß die aufeinander folgenden Reizungen, abgesehen von der Hemmung der auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge, sich gegenseitig nicht weiter zu beeinflussen scheinen. Jedenfalls „ermüdet" die erste Reizung die Pflanze nicht so, daß die zweite Reizung von entgegengesetzter Seite schwächer ausfällt. Die periodischen Hin- und Herkrümmungen, die F. Darwin bei intermittierender Reizung beobachtet hat, sprechen dafür, daß dies auch für die dritte, vierte u. s. f. Reizung gilt. Meine Ausführungen bleiben auch bestehen, wenn die entgegengesetzten Reizungen ungleich sind, sei es nun, daß der Schwerereiz verschieden lang oder unter verschiedenen Winkeln einwirkt: eine Hemmung der Krümmung tritt stets in dem Maße ein, wie der eine Reiz stärker ist als der andere. Selbstverständlich ist bei der Beurteilung des Ortes der Hemmung schon deshalb stets große Vorsicht geboten, weil die Möglichkeit besteht, daß die Hemmung in sehr verschiedenen Teilen des Reizvorganges eintritt, vielleicht sowohl im sensorischen, wie auch im duktorischen oder motorischen Teile, je nach der Zeitdauer der antagonistischen Einzelreizungen.

Daß die Hemmung vielfach nicht erst in den geotropischen Reaktionsvorgängen zu suchen ist, dafür sprechen auch meine Versuche über die Wirkung von Reizungen, die nicht genau auf entgegengesetzten Seiten der Pflanze vorgenommen werden. Solche Versuche habe ich mit den Epikotylen von *Vicia Faba* und mit den Hypokotylen von *Helianthus annuus* ausgeführt. Die Pflanzen wurden in der Verlängerung der horizontalen Achse an meinem intermittierenden Klinostaten angebracht, also in der Weise, daß sie um ihre Längsachse rotierten. Durch Verstellung der „Stellungsscheiben" gegeneinander war es leicht, die Reizungen nicht nur auf genau entgegengesetzten Seiten der Pflanzen, sondern auch recht-

winklig, sowie überhaupt in jedem beliebigen Winkel zueinander zu erteilen. Der Winkel, um den sich die Angriffsrichtungen der Schwerewirkung an der Pflanze unterscheiden, will ich als den Differenzwinkel der Reizungen bezeichnen. Die Krümmung trat bei allen meinen Versuchen stets mit großer Annäherung in der Richtung der Verlängerung der Halbierenden des Winkels über dessen Scheitel hinaus ein, mochte der Winkel nun klein sein, oder 90^0 oder bedeutend mehr Grade betragen, vorausgesetzt nur, daß eine gewisse maximale Größe nicht überschritten wurde. Die Dauer der Einzelreizungen, die meist kürzer als die Präsentationszeit gewählt wurde, hatte auf den Erfolg keinen erkennbaren Einfluß. Es bot sich hier eine gute Gelegenheit, meine Untersuchungen über die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit zu vervollständigen. Es mußte nämlich die Frage aufgeworfen werden: Um welchen Betrag muß der Differenzwinkel der beiden Reizungen von 180^0 verschieden sein, damit die geotropische Krümmung nicht mehr ganz ausbleibt? Nach meinen früheren Beobachtungen über die geotropische Empfindlichkeit war in Verbindung mit den Ergebnissen der eben mitgeteilten Versuche von vornherein anzunehmen, daß dieser Betrag sehr klein sein werde. Es ist mir in der Tat nicht gelungen, ihn mit dem älteren Modelle meines intermittierenden Klinostaten exakt zu bestimmen. Ich erhielt nämlich auch dann noch ausgesprochene geotropische Krümmungen, wenn der Differenzwinkel nur um 5^0 von 180^0 abwich. Auch diese Krümmungen erfolgten in der Verlängerung der Halbierenden des Differenzwinkels, also mit großer Annäherung rechtwinklig zu den beiden Reizrichtungen. Bei *Helianthus* wichen einige Hypokotyle infolge von Nutationen immer etwas von dieser Richtung ab. Daß mit dieser Differenz um 5^0 noch längst nicht der Grenzwert erreicht wird, bei dem die entgegengerichteten Reizungen keine geotropische Krümmung mehr zur Folge haben, ist daraus zu ersehen, daß bei diesen Versuchen die Krümmung immer noch verhältnismäßig sehr schnell beginnt (bei *Helianthus* etwa nach $1^1/_2$ Stunden, bei *Vicia* nach $1^1/_2$—2 Stunden) und noch eine ziemlich große Intensität annimmt. Immerhin bleibt die Größe der Krümmung hinter derjenigen zurück, die man bei einem Differenzwinkel von 10 oder 15^0 erhält.

Man sieht aus diesen Versuchen, daß eine geotropische Krümmung schon dann ausgelöst wird, wenn der Differenzwinkel in der einen oder in der anderen Richtung auch nur um einen geringen

Betrag von 180° abweicht. Ob die minimale Differenz, die zur Hervorrufung einer Krümmung nötig ist, ebenso klein ist, wenn man die Reizung in der optimalen Reizlage vornimmt, wie wenn man die Reizung unter irgend einem andern Ablenkungswinkel aus der Ruhelage (durch Befestigung der Pflanzen in der Verlängerung der schräg gestellten Klinostatenachse) erteilt, habe ich nicht weiter untersucht.

Der Erfolg meiner Versuche läßt sich, wie leicht zu sehen ist, keinesfalls mit der Annahme erklären, daß die Krümmung die Folge der gegeneinander wirkenden Reaktionen sei. Er wird nur verständlich, wenn man annimmt, daß die Reizungen schon, ehe es zur Auslösung der Krümmung kommt, miteinander im sensorischen oder duktorischen Teile des Reizprozesses in irgend welcher Weise verglichen werden. Alles spricht dafür, daß beim Gegeneinanderwirken zweier geotropischer Reizungen ein einheitlicher Reizzustand geschaffen wird, der dann seinerseits die Qualität und Quantität der eintretenden Reaktion zu bestimmen hat. Diese schon an anderer Stelle ausgesprochene Vermutung (vergl. Fitting 903, p. 628) hat durch die mitgeteilten Versuche eine neue Stütze erhalten. Die Annahme eines solchen einheitlichen Reizzustandes schließt selbstverständlich nicht aus, daß bei quantitativer Verschiedenheit der Reizungen ein allerdings durch die Unterschiedsempfindlichkeit begrenzter Vergleich zwischen diesen Reizungen bewirkt wirkt.

Ob die mitgeteilten Beobachtungen nur für den Geotropismus Gültigkeit haben, oder auch für andere Tropismen, etwa den Heliotropismus, läßt sich ohne eingehende Versuche nicht entscheiden. Vor Analogieschlüssen kann nicht genügend gewarnt werden. Zu prüfen wäre auch noch, was es für einen Erfolg hat, wenn man eine Pflanze geotropisch gleiche Zeiten lang und unter demselben Ablenkungswinkel auf genau entgegengesetzten Seiten und außerdem mit gleicher Intensität von einer Seite her rechtwinklig zu der ersten und zweiten Reizrichtung reizt. Auch für solche Versuche würde sich mein intermittierender Klinostat mit einer kleinen Abänderung eignen.

Abschnitt XV.

Weitere Diskussion der Tatsachen.

Das Verdienst, zum ersten Male mit aller Schärfe und ganz allgemein die Reizerscheinungen als Auslösungsvorgänge erkannt zu haben, gebührt bekanntlich Pfeffer. Er hat auch schon sachgemäß erkannt, daß es einmal solche Reizvorgänge gibt, bei denen die Disproportionalität zwischen Reizanlaß und Reaktion sehr groß ist, so daß der Reizanlaß schon nach Überschreitung der Schwelle die denkbar größte Aktion auslöst, sodann solche, bei denen die Reaktionsgröße in höherem Grade von der Intensität des Reizanlasses, der Zeitdauer seiner Einwirkung und von seiner Angriffsrichtung abhängig ist. Um im einzelnen einen Einblick zu gewinnen in das Wesen jedes der so mannigfaltigen Reizvorgänge, ist aber eine möglichst eingehende Analyse derselben durchaus erforderlich. Auch werden wir nur dann den Versuch machen können, zu beurteilen, wie der Perzeptionsprozeß verläuft, in welchem Verhältnisse der äußere Reizanlaß zur Perzeption und zum ganzen Ablaufe des Reizvorganges steht, wenn wir durch exakte Versuche in alle Teile des Reizvorganges und in ihre Beziehungen zu einander eine möglichst tiefe Einsicht gewonnen haben. Ich habe in meiner Arbeit den Versuch gemacht, den geotropischen Reizprozeß nach verschiedenen Richtungen weiter zu analysieren, als es in den bisherigen Arbeiten geschehen war. Es erübrigt nun, noch einige Folgerungen aus den Ergebnissen zu ziehen.

Die erste Frage, die eine Behandlung durch exakte Versuche dringend erforderte, war die nach der optimalen Reizlage. Ich habe nachgewiesen, daß bei sehr zahlreichen parallelotropen Pflanzen verschiedener morphologischer und systematischer Dignität ohne jede Ausnahme die Horizontale die optimale Reizlage ist und daß die Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage bei ein und derselben Reizdauer sich annähernd verhalten wie die Sinus dieser Winkel. Zweifellos besteht weiterhin zunächst die Möglichkeit, daß vielleicht noch einmal eine Ausnahme gefunden wird, da ja bei der Natur der geotropischen Erscheinungen jede beliebige Disproportionalität zwischen Reizanlaß und Erfolg bestehen könnte. Gleichwohl wird man nach meinen Beobachtungen schon jetzt die Frage aufwerfen müssen, ob nicht bei den parallelotropen Organen die strenge Abhängigkeit der Reaktionsintensität von der

Größe des Ablenkungswinkels aus der normalen oder der inversen Ruhelage als eine notwendige Folge des Wesens der geotropischen Reizerscheinungen angesehen werden muß. Ob diese Vermutung richtig ist, werden künftige Untersuchungen zu entscheiden haben.

Auch wird man sich fragen müssen, wie es kommt, daß die Erregungen annähernd den Sinuswerten der Winkel entsprechen. Sachs, der seinerzeit schon, freilich ohne die nötigen experimentellen Grundlagen, diese Vermutung geäußert hatte, nahm eine einfache Annahme zu Hilfe. Er glaubte annehmen zu dürfen, „um zu einer klaren Vorstellung zu gelangen, daß es überhaupt nur die auf der Längsaxe des Sprosses rechtwinkelige Componente der Schwere ist, welche hier als wirksam in Betracht kommt.“ Ich sehe nicht, wie diese Auffassung uns zu einer Einsicht helfen soll, da ja doch eine einfache Überlegung zeigt, daß die Schwere auf die Pflanze immer mit durchaus gleicher Intensität wirkt, in welcher Stellung zum Horizonte sie sich auch befinden mag, und daß also nicht nur eine Komponente bei der Auslösung des Reizzustandes in Betracht kommen kann. Schon diese Erwägungen weisen darauf hin, daß lediglich in den Beziehungen der Reizzustände, die in den verschiedenen Neigungswinkeln geschaffen werden, zu einander eine Erklärung für die mitgeteilte Erscheinung gesucht werden kann. Von vornherein gibt es da zwei Möglichkeiten, zwischen denen sich eine sichere Entscheidung zurzeit nicht treffen läßt: entweder sind die Reizzustände, die durch die Reizung in verschiedenen Ablenkungswinkeln bei gleicher Reizdauer ausgelöst werden, nur quantitativ verschieden oder sie sind auch qualitativ verschieden. Manches spricht dafür, daß das letztere der Fall ist. Wären sie nur quantitativ verschieden, so müßte man erwarten, daß bei genügend langer Fortsetzung der Reizung in einem kleinen Ablenkungswinkel endlich eine ebenso große Reaktion einträte wie in einem größeren Neigungswinkel, da ja bei genügend langer Reizdauer schließlich eine maximale, nicht weiter steigerungsfähige Intensität der Reaktion, die „Reaktionshöhe “(vgl. p. 322), erzielt wird. Nun habe ich aber in Abschnitt VIII gezeigt, daß bei sehr langer Reizdauer die Reizzustände in verschiedenen Ablenkungswinkeln nicht gleich werden. Auch habe ich aus einer Reihe von Versuchen mit Epikotylen von *Vicia Faba* gesehen, daß bei noch so langer Reizung in kleinen Neigungswinkeln (10—20°), wobei die Pflanzen natürlich an der Ausführung einer Krümmung gehindert wurden, schließlich niemals eine so große Nachwirkung eintritt, wie bei entsprechend

langer Reizung in der Horizontalen. Sind also, wie es nach diesen Beobachtungen scheint, die Reizzustände qualitativ verschieden, so würde eine schwache geotropische Krümmung bei geringer Ablenkung aus der Ruhelage nicht deshalb eintreten, weil der geschaffene Reizzustand quantitativ sehr klein ist, sondern deshalb, weil er sich qualitativ verhältnismäßig wenig von dem Reizzustande der Normallage unterscheidet, und würde also die Größe der geotropischen Aktion von der Intensität abhängen, mit der die qualitativ ungleichen Reizzustände durch Vergleichung mit dem Reizzustande der Normallage als verschieden empfunden werden. Freilich würden sich die vorhin mitgeteilten Tatsachen auch mit der Ansicht vertragen, daß die Reizzustände nur quantitativ verschieden sind und deshalb dauernd verschieden bleiben, weil die autotropen Ausgleichsvorgänge bei geringer Neigung stärker tätig sein könnten als bei größerer Ablenkung. Dies ist indessen wenig wahrscheinlich. Bei beiden Annahmen würde es im übrigen nur einem allgemeinen, für viele Reizerscheinungen gültigen Gesetze entsprechen, wenn die Unterschiedsempfindlichkeit mit der Größe des Ablenkungswinkels nicht gleichmäßig, sondern von der normalen Ruhelage an zunächst rasch, dann langsamer und langsamer bis zur Horizontalen wächst. Zudem muß betont werden, daß die Erregungen nicht völlig genau den Sinus der Ablenkungswinkel entsprechen. Es könnte auch sein, daß die Kurve mehr einer logarithmischen gleicht. In diesem Falle würden sich die Tatsachen noch besser dem Gesetze unterordnen. Ob die Erregungen sich nur beim Geotropismus oder auch bei den anderen Tropismen annähernd wie die Sinus der Neigungswinkel verhalten, läßt sich ohne besondere Beobachtungen nicht entscheiden. Solche wären namentlich von Interesse für den heliotropischen Reizvorgang, weil mit der Neigung der Pflanzen gegen die Lichtstrahlen ein Teil derselben durch Reflektion unwirksam werden dürfte. Auch wären Untersuchungen über die optimale heliotropische Reizlage sehr erwünscht. Die kurzen Mitteilungen von F. Darwin und Miß Pertz (903) sind nicht einwandfrei. Zu allen diesen Versuchen würden sich die in meiner Arbeit beschriebenen Methoden mit Vorteil verwenden lassen.

Des weiteren habe ich versucht, mir in die Größe der geotropischen Empfindlichkeit eine Einsicht zu verschaffen. Zur Beurteilung der Größe der Empfindlichkeit gegen einen Reizanlaß muß man unterrichtet sein erstens über die minimale Reizgröße,

die eben noch eine bemerkbare Empfindung auslöst, die Reizschwelle, zweitens über die minimale Zeit, die zur Perzeption des Reizes nötig ist, die Perzeptionszeit oder die Zeitschwelle des Reizes, und drittens über die Unterschiedsempfindlichkeiten. Und zwar hat man bei den Tropismen drei Arten von Unterschiedsempfindlichkeiten zu unterscheiden: einmal nämlich die Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedenen Intensitäten des Reizes, die sog. Unterschiedsschwelle für den Reiz, sodann die Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Reizdauer bei ein und demselben Ablenkungswinkel aus der Ruhelage, die „zeitliche Unterschiedsschwelle", schließlich auch die Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedenen Winkel, unter denen ein Reizanlaß von bestimmter Dauer einwirkt, „die Richtungsunterschiedsschwelle". Von diesen Unterschiedsschwellen wurde bisher nur die erste für eine Anzahl von Reizanlässen bestimmt. Für den Schwerereiz läßt sie sich vorläufig wegen methodischer Schwierigkeiten nicht ermitteln. Über die Reizschwelle des Schwerereizes liegen Angaben von Czapek vor. Die übrigen Unterschiedsschwellen waren bisher nicht ermittelt worden. Wenn man alle meine Versuche in dieser Richtung überblickt, so scheint mir ihr Hauptergebnis der Nachweis, daß die Empfindlichkeit sowie die Unterschiedsempfindlichkeit der Pflanzen für den Schwerereiz außerordentlich groß ist, weit größer, als man nach den bisherigen Beobachtungen vermuten konnte, und daß sie nicht hinter derjenigen für den Lichtreiz zurücksteht. Ein weiteres Ergebnis meiner Versuche besteht in dem Nachweise, daß die geotropische Krümmung der Pflanzen entsprechend der großen Unterschiedsempfindlichkeit überaus innig von der Intensität, von der Angriffsrichtung und von der Zeitdauer des Reizanlasses abhängig ist, und daß schon äußerst kleine Änderungen in der Größe des Ablenkungswinkels und in der Zeitdauer der Reizwirkung die Erregung und die Reaktion wesentlich verändern. Daraus aber ist zu ersehen, daß der Reizanlaß nicht nur die Qualitäten der Erregung und der Reaktion, sondern auch je nach seiner Größe, seiner Angriffsrichtung und seiner Zeitdauer die Intensitäten der Erregung und der Reaktion genau bestimmt. Dabei bleibt es vorläufig gänzlich unmöglich, festzustellen, ob und in welcher Weise die Schwereenergie in den Ablauf des Reizvorganges eingreift.

Meine Beobachtungen lehren ferner, daß sich die Schwerewirkung schon bei äußerst kurzer Dauer und bei sehr geringer

Ablenkung (um $\frac{1}{2}$—1°) aus der Ruhelage durch eine Erregung geltend macht. Es wird also jeder Windstoß, der auch nur für ganz kurze Zeit einen Pflanzenteil um einen kleinen Betrag aus der normalen Ruhelage ablenkt, den Reizzustand des Organes verändern müssen: Die Pflanzen sind, soweit sie vom Winde bewegt werden, fortwährenden Änderungen ihres Reizzustandes unterworfen. Freilich bleibt es zunächst unentschieden, ob es erlaubt ist, aus meinen Versuchen einen solchen Schluß auf alle Pflanzenteile zu ziehen, ob also auch verholzte Zweige der Bäume, die erfahrungsgemäß geotropisch reagieren können, und die Blätter ihren Reizzustand verändern, wenn sie für einen kurzen Augenblick vom Winde aus ihrer Ruhelage abgelenkt werden. Das Verhalten der Grasknoten macht diese Annahme immerhin recht wahrscheinlich. Diese hohe Empfindlichkeit für den Schwerereiz, die in der Reaktion auf eine kontinuierliche Schwerewirkung nicht ihren Ausdruck findet, dürfte, wie die Empfindlichkeit überhaupt, in den Eigenschaften des Plasmas tief begründet sein.

Selbstverständlich wäre es für die Pflanze eine unnötige Kraftverschwendung und deshalb nicht zweckmäßig, wenn sie auf eine jede geringe Änderung des Gleichgewichtszustandes, wie sie etwa durch einen Windstoß bedingt wird, mit einer Reizkrümmung antworten würde. Es ist also vom Standpunkte der Zweckmäßigkeit, von dem aus die hohe Empfindlichkeit für den Schwerereiz nicht verständlich ist, wohl begreiflich, daß die Pflanze sich darauf eingerichtet hat, erst nach einer gewissen Dauer der Ablenkung aus der Ruhelage, der Präsentationszeit, durch eine Krümmung in die alte Lage zurückzustreben. Die Reaktion auf eine kleine Erregung wird dadurch verhütet, daß im Verhältnis zur Perzeptionszeit des Reizes sehr lange Zeit dazu nötig ist, bis der Reaktionsvorgang sichtbar wird. Infolgedessen können kleine Erregungen innerhalb dieser sogenannten Reaktionszeit wieder völlig ausklingen. Die Präsentationszeit also hat mit der Perzeptionszeit garnichts zu tun. Ihr Wesen beruht in dem Antagonismus zwischen Reaktions- und Relaxationsvorgängen.

Diese eben entwickelte Auffassung über das Verhältnis der geotropischen Empfindlichkeit zu der Reaktionsfähigkeit: das in den Eigenschaften des Plasmas begründete hohe Empfindungsvermögen für eine minimal kurze Einwirkungszeit des Reizanlasses, dagegen eine sehr lange Reaktionszeit (und von ihr abhängig eine mehr oder weniger lange Präsentationszeit), vielleicht entstanden zu denken als An-

passung, um unnütze Krümmungen nach vorübergehenden Änderungen des Gleichgewichtszustandes zu vermeiden oder weil eine schnellere Ausführung der Reaktion für die Pflanze nicht nötig ist, dürfte beim weiteren Studium der verschiedensten Reizerscheinungen von heuristischem Werte sein. Für die heliotropischen Reizvorgänge wurde schon von Pfeffer (904, p. 621) durch Versuche mit intermittierender Reizung nachgewiesen, daß die Perzeptionszeit für den Lichtreiz minimal ist. Zukünftige Forschung wird wohl ganz allgemein mit Hilfe der intermittierenden Reizung lehren, daß die Schnelligkeit des Eintrittes der Reaktion und die Größe der Präsentationszeit durchaus kein Maß sein kann zur Beurteilung der Größe der Empfindlichkeiten gegen die Reizanlässe, wie heute noch fast überall angenommen wird. Sie wird dann wohl zeigen, wie eine bei Pflanzen und Tieren in den Eigenschaften des Plasmas begründete hohe Empfindlichkeit (Labilität) für die verschiedensten Reizanlässe (Einflüsse) von den Organismen benutzt wurde, um als Anpassungserscheinungen Reizreaktionen auszubilden, die je nach den Bedürfnissen mit größerer oder geringerer Schnelligkeit nach der Reizung beginnen und ablaufen. Und erst diese Auffassung von der Unabhängigkeit des Reaktionsvermögens von dem Empfindungsvermögen wird uns die nötigen Grundlagen zur Erforschung der Perzeptionsvorgänge in die Hände geben.

Aus allen meinen Erfahrungen über die geotropische Empfindlichkeit ergibt sich für die Zukunft die praktische Folgerung, daß man bei geotropischen Versuchen mit den Versuchspflanzen sehr behutsam umgehen und vor dem Versuchsbeginne jede Ablenkung aus der Ruhelage nach Möglichkeit vermeiden muß, falls man nicht Störungen gewärtigen will. Ferner ist es bei Klinostatenversuchen äußerst wichtig, daß man die Achse so genau wie irgend möglich horizontal stellt und sie möglichst genau zentriert, wenn man die geotropischen Krümmungen gänzlich ausschließen will.

Ob ähnlich enge Beziehungen auch bei den übrigen Tropismen zwischen den Reizanlässen und den tropistischen Erregungen und Reaktionen bestehen, läßt sich vorläufig nicht beurteilen, da andere Reizerscheinungen bisher nicht entsprechend weit analysiert worden sind. Sehr interessant und wichtig wären eingehende Versuche über das Ausklingen der heliotropischen Reaktion (bezw. Erregungen). Die Relaxationszeit scheint hier weit größer zu sein als beim Geotropismus. —

Des weiteren konnte ich auch die Klinostatenfrage durch exakte Versuche lösen. Aus ihnen ist nun wohl endgültig zu ersehen, daß Sachs mit seiner Auffassung dieses Problems Recht hatte. Und zwar gilt seine Auffassung für alle denkbaren Umdrehungsgeschwindigkeiten. Daraus ist aber der notwendige Schluß abzuleiten, daß auch die dorsiventralen Organe am Klinostaten durch den Schwerereiz gereizt werden und daß geotropische Krümmungen bei der Rotation möglich sind. Der Klinostat in seiner gewöhnlichen Anwendung taugt also nicht dazu, die Wirkung der Schwerkraft bei dorsiventralen Organen auszuschließen. Jedoch wird im einzelnen Falle nicht immer leicht zu entscheiden sein, was als geotropische Krümmung zu deuten ist. Eine solche Krümmung wird zB. dann möglich sein, wenn die verschiedenen Seiten eines dorsiventralen Organes nicht in gleicher Weise empfindlich sind, oder wenn bei einseitig ausgebildetem Reaktionsvermögen nicht wie bei den Ranken die Reiznng der Gegenseite diese Reaktion völlig zu hemmen vermag. Ob eine geotropische Krümmung vorliegt oder eine lediglich auf Innenbedingungen zurückzuführende epi- oder hyponastische oder schließlich eine geonastische Reaktion, hervorgerufen durch die Aufhebung der einseitigen Schwerewirkung, das kann nur durch eingehende Versuche festgestellt werden. Ich sehe keine Veranlassung, darauf hier näher einzugehen, da kürzlich Pfeffer (904, p. 568ff.) diese Frage schon eingehend beleuchtet hat.

Meine Beobachtungen über die Perzeptionszeit des Schwerereizes, über die Schwerewirkung am Klinostaten bei Schrägstellung der Achse, über die Unterschiedsempfindlichkeiten für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen und für verschiedene Ablenkungswinkel, über das Verhalten der Pflanzen bei sehr schneller Rotation an der schräg gestellten Klinostatenachse, wobei neben der Schwerewirkung auch die Zentrifugalkraftwirkung zur Geltung kam, über die Wirkung der intermittierenden Reizung, schließlich auch die über die Reaktionszeit bei intermittierender Reizung und über die Präsentationszeit, zeigen, daß die Ansammlung der Stärkekörnchen auf den „empfindlichen Hautschichten" für eine in verhältnismäßig kurzer Zeit erfolgende Geoperzeption nicht nötig ist. Bei vielen dieser Versuche, in denen ich eine geotropische Krümmung erhielt, beobachtete ich nämlich nach Ablauf der Präsentationszeit keine Ansammlung der Stärkekörnchen an einer der entsprechenden Hautschichten, teils wohl deshalb, weil die Rotation viel zu

schnell erfolgte, teils deshalb, weil die bei der Rotation an der schrägen Klinostatenachse kombinierten Winkel, die noch eine Krümmung zur Folge haben, viel zu wenig differieren, teils aus beiden Gründen, teils deshalb — bei intermittierender Reizung —, weil die Dauer der Einzelreizungen viel zu kurz war, um eine Wanderung der Stärkekörnchen auf die Seitenwand zu gestatten, und die Ruhepausen zu lang, um den Beginn einer solchen Wanderung nicht wieder rückgängig zu machen. Natürlich wurden bei diesen Untersuchungen sofort nach Unterbrechung der Versuche Längsschnitte angefertigt und betrachtet, da man sonst durch nachträgliche Verlagerung der Körnchen Täuschungen verfallen kann. Übrigens erhielt schon Jost (902, p. 176) bei Rotationsversuchen mit kleinen Zentrifugalkräften (0,02—0,03 g) an Linsenwurzeln und Panicumkoleoptilen „die schönsten Krümmungen", „obwohl die mikroskopische Untersuchung ausnahmlos die Stärke in solchen Objekten gleichmäßig in der ganzen Zelle verteilt zeigte, nicht anders, als wenn die Pflanzen am Klinostat gedreht worden wären."

Einige meiner Versuche lehren ferner aufs augenscheinlichste, daß die Geoperzeption auch durch die Ansammlung der Stärkekörnchen in keiner Weise intensiver wird als ohne eine solche Ansammlung. Als ich intermittierend geotropisch reizte, trat die geotropische Krümmung auch dann noch ebenso oder fast ebenso zeitig ein wie bei der kontinuierlichen Reizung, wenn sich die Ruhepausen zu den Reizzeiten wie 5 : 1 verhielten und die Dauer der Einzelreizungen so kurz gewählt wurde, daß die Stärkekörnchen nicht auf die Seitenwände überwandern konnten. Wenn Haberlandt Recht hätte mit folgenden Sätzen (903, p. 489): „In dem Momente, als das orthotrope Organ, Stengel oder Wurzel, horizontal gelegt wird, beginnt mit dem einseitigen Druck der Stärkekörner die Perzeption. Der anfänglich ganz schwache Reiz wird immer stärker, je mehr Stärkekörner von den Querwänden auf die Längswände hinüber wandern. Sind alle Stärkekörner auf den Längswänden angesammelt, so ist die Reizung am stärksten, sie hat aber in diesem Zeitpunkte die Reizschwelle für den Reaktionsvorgang noch nicht erreicht. Die Stärkekörner müssen noch eine Zeit lang auf die Plasmahaut drücken, resp. in diese einsinken[1]), bis

1) Diese Worte sämtlich von mir gesperrt!

die dadurch erzielten Deformationen so groß geworden sind, daß die Reizkrümmung ausgelöst wird", so müßte doch offenbar in allen diesen Versuchen die Krümmung sehr viel später eintreten als nach kontinuierlicher Reizung.

Ist aber, wie meine Beobachtungen lehren, die Ansammlung der Stärkekörner für die Geoperzeption und für die Einleitung der Reaktion bedeutungslos, so ist natürlich auch ihre Beweglichkeit dafür ohne Bedeutung. Daß die spezifisch schwereren Stärkekörner sich in dünnflüssigem Plasma an den Zellwänden sammeln, ist nur eine mechanische Notwendigkeit. Warum in den stärkehaltigen Zellen das Plasma so dünnflüssig ist, wissen wir nicht, ebensowenig, ob nur in diesen Zellen das Plasma sich durch besondere Dünnflüssigkeit auszeichnet, da ja eben in den anderen Zellen die zur Beurteilung nötigen schwereren Körperchen fehlen!

Selbstverständlich darf man in allen diesen Versuchen keinen Beweis gegen die ganze Statolithenhypothese erblicken, da sie keine direkte Entscheidung darüber erlauben, ob nicht der Druck, bezw. die Druckrichtung der Stärkekörner für die Geoperzeption von Bedeutung ist[1]). Daß die Beweglichkeit der Stärkekörnchen nicht das wesentliche zu sein brauche für die Geoperzeption, sondern vielleicht nur die Verlegung der Druckrichtung, darauf haben ja die Begründer der Statolithenhypothese wiederholt ausdrücklich hingewiesen. Gleichwohl haben sie diese Möglichkeit bei der Fassung, die sie ihrer Hypothese gegeben haben (man vergleiche namentlich Haberlandt, 903, 904), wie mir scheint, nicht genügend berücksichtigt.

Der Nachweis, daß die Ansammlung und die Beweglichkeit der Stärkekörner für die Geoperzeption nicht wesentlich ist, hat nun eine Reihe wichtiger Konsequenzen. Erstens nämlich hat es künftighin keinen Zweck mehr, nach unbeweglichen Stärkekörnchen zu suchen, um die Hypothese zu widerlegen. Zweitens scheint es mir nunmehr völlig zwecklos und nicht der Sache ent-

1) Němec hat gelegentlich (901, p. 163) die Ansicht ausgesprochen, daß auch die Aufhebung des Druckes der Körnchen auf die untere Hautschicht von Bedeutung für die Geoperzeption sei. Doch kann diese Meinung nicht richtig sein: Ich erhielt bei meinen geotropischen Versuchen in der gleichen Zeit Krümmungen, mochte ich nun Pflanzen dazu verwenden, die in der Normallage verweilt hatten, oder solche, die ich so lange Zeit in die inverse Ruhelage gebracht hatte, bis die Stärkekörnchen von der unteren Wand weggewandert waren, oder solche, die einige Zeit bei 3—6 Minuten Umdrehungsgeschwindigkeit in gewöhnlicher Weise am Klinostaten rotiert und bei denen sich die Stärkekörner regellos im Zellinnern verteilt hatten.

sprechend, wenn man in Lehrbüchern und Spezialarbeiten immer wieder Abbildungen mit angesammelten Stärkekörnchen in den Zellen veröffentlicht, um damit ihre Bedeutung als Statolithen zu demonstrieren; denn die Ansammlung als solche beweist ja garnichts für die Statolithennatur. Drittens versteht man nun nicht mehr, warum bei den höheren Pflanzen, wie die Vertreter der Statolithenhypothese es wollen, nur die Zellen in der Columella der Wurzelspitze und die in der Stärkescheide, also diejenigen, in denen große Stärkekörnchen vorhanden sind, nicht aber auch sämtliche andere Zellen, die unbewegliche Stärke oder keine Stärke enthalten, imstande sein sollen, den Schwerereiz zu perzipieren und warum zum Verständnis der Geoperzeption erst die Stärkekörner herangezogen werden müssen; man versteht dies umso weniger, als nach Aussage der Verteidiger der Hypothese eine Geoperzeption bei manchen Pflanzen, nämlich da, wo Stärkekörner fehlen, durch andere schwerere oder auch leichtere Körperchen soll zustande kommen können[1]. Und viertens — und dies ist vielleicht die wichtigste Konsequenz! — ist nun ein exakter Nachweis der Richtigkeit der „Statolithentheorie“ aufs äußerste erschwert worden, wodurch diese „Theorie“ vorläufig mehr als je zuvor den Charakter einer geistreichen Hypothese erhält[2].

Selbstverständlich liegt es nahe und ist sogar recht wahrscheinlich, daß die weitgehende Übereinstimmung der Krümmungen, die unter dem Einflusse der Schwerkraft und unter demjenigen der Zentrifugalkraft zustande kommen, auf eine bei aller sonstigen großen Verschiedenheit der bei diesen Versuchen physikalisch wirkenden Kräfte gleiche Bedingung, nämlich eine Massenwirkung, zurückgeführt werden muß. Fraglich ist es aber, ob das Plasma nur für so grobe Massen, wie zB. die Stärkekörnchen es sind, empfindlich ist, oder ob es nicht in viel feinerer Weise durch seine eigene Masse oder durch kleine spezifisch nur wenig schwerere, also viel leichtere Körnchen als die Stärkekörnchen es sind (die übrigens selbstverständlich bei der Reizung nicht ohne Bedeutung zu sein brauchen) oder durch den Druck des Zellsaftes in den Reizzustand versetzt werden kann. Mit dieser Frage steht und fällt aber die

---

1) Noch dazu, da die Lokalisation der Empfindlichkeit auf die Columella der Wurzelspitze durch keine Tatsache auch nur wahrscheinlich gemacht ist!

2) Nachträgliche Anmerkung. Ganz ähnlich hat sich jüngst Jost anläßlich eines Referates in der Botanischen Zeitung, Bd. 62, 1904, p. 277 über die Statolithenhypothese geäußert.

ganze Statolithenhypothese im Sinne Haberlands und Němecs; denn die Auffassung, die übrigens noch keineswegs bewiesen ist, daß die geotropischen Krümmungen auf einer Massenwirkung beruhen, ist so alt wie die Zentrifugalversuche und die Ansicht, daß eine Massenwirkung im Zellplasma das wesentliche bei der Auslösung sei, ist nicht durch die Statolithenhypothese angebahnt worden.

Wenn die Begründer der Statolithenhypothese bei dem Ausbau ihrer Hypothese die Möglichkeit, daß allein die Druckrichtung der Stärkekörner für die Geoperzeption in Betracht komme, eigentlich nur in Parenthese berücksichtigt haben, so hat das seinen guten Grund darin, daß sie annehmen, der Druck der Stärkekörnchen oder sonstiger Körperchen müsse auf die Hautschichten der Zellen ausgeübt werden, damit eine Geoperzeption stattfinden könne. Das Plasma als solches vermag die Verschiebung der Druckrichtung nicht wahrzunehmen, sondern nur die Hautschicht; denn sie ist das „Sinnesorgan“, die „Sinnesschicht“ der Zelle. Dieser Gedanke, der sich überhaupt bei vielen Physiologen heutzutage einer gewissen Beliebtheit zu erfreuen scheint, liegt offenbar ursprünglich der ganzen Statolithenhypothese zugrunde. Er hat offensichtlich auch in den neueren Arbeiten von Haberlandt (903, 904) den Gedankengang dieses Forschers stark beeinflußt und damit eine Fassung der Hypothese veranlaßt, die eine genügend weitgehende Berücksichtigung der bereits erwähnten Möglichkeit vermissen läßt. Das heißt aber doch Hypothesen auf Hypothesen bauen; denn daß die Hautschicht die Sinnesschicht ist, dafür ist bisher ein stichhaltiger Beweis nicht erbracht worden. Die Bewegungen und Strömungen des Plasmas in den Zellen sind als solcher nicht anzusehen, wie Noll (zB. 903b) meint. Und daß jemals ein Stärkekörnchen in Berührung mit dieser Hautschicht kommt, hat bisher auch niemand gesehen. Sicherlich hat die Hautschicht viele wichtige Funktionen: so zB. die Regulation des Wachstums der Zellmembranen und die Entscheidung über den Turgor der Zelle, und damit einen wichtigen Einfluß auf viele Reizreaktionen; und ebenso sicher ist es, daß sie von vielen Reizanlässen zuerst getroffen wird. Daß aber auch das Innenplasma gereizt werden kann, scheint mir schon daraus hervorzugehen, daß ja doch das ganze Zellenleben in Abhängigkeit von der Außenwelt aus einem harmonischen Zusammenwirken sehr vieler solcher Teile besteht, die sicher niemals mit der Hautschicht direkt in Berührung kommen. Über die Vorgänge im Plasma wissen wir zu-

nächst doch nichts und so können wir denn auch nicht überschauen, welche Verschiebungen bei der Plasmabewegung statthaben, und ob nicht auch das bewegte Plasma, etwa durch die Veränderung der Druckrichtung in ihm fortgeschleppter Stärkekörnchen, den Schwerereiz erfolgreich zu perzipieren vermag und damit den Anstoß geben kann zu einer Orientierungsbewegung der ganzen Pflanze. Denn wir haben bisher keinen Beweis dafür, daß bei den Bewegungen des Plasmas die Plasmateilchen ganz wirr und regellos durcheinander gewirbelt werden. Es schien mir nicht unzweckmäßig, darauf noch einmal ausdrücklich hinzuweisen, obwohl schon Pfeffer sich kürzlich in ähnlichem Sinne gegen die alleinige Befähigung der Hautschicht zur Reizperzeption ausgesprochen hat (904, p. 636). —

Nachdem in meiner Arbeit die parallelotropen Organe mit meinen Untersuchungsmethoden in den beabsichtigten Richtungen näher analysiert worden sind, würde sich nun die Notwendigkeit ergeben, mit gleichen und anderen Methoden auch die radiär-plagiotropen und die dorsiventral-plagiotropen Organe genauer zu untersuchen. Dabei müßten auch die auf dem Klinostaten an ihnen sich einstellenden Krümmungen einer eingehenden Analyse unterzogen werden. Vielleicht wird es dabei möglich sein, die Richtungsursachen der plagiotropen Organe näher festzustellen, als es bisher geschehen ist, bekanntlich ein Problem, dessen weitere Lösung äußerst wünschenswert wäre. Ich glaube, daß sich mein intermittierender Apparat und meine Methode der Klinostatendrehung mit schräg gestellter Achse bei diesen Fragen als brauchbar erweisen wird. Ich beabsichtige, Studien in dieser Richtung zu machen, und hoffe, später einmal über deren Ergebnisse berichten zu können. Auch wird es voraussichtlich keine Schwierigkeiten machen, mit meinen Methoden den Einfluß der Außenbedingungen auf die geotropische Empfindlichkeit näher zu untersuchen.

Abschnitt XVI.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

IX.

Es ist zurzeit unmöglich, festzustellen, wie lange Zeit es dauert, bis eine geotropische Erregung wieder völlig ausgeklungen ist. Der Ablauf der autotropischen Ausgleichsbewegung gibt nur das Verlöschen der geotropischen Reaktion an.

Die Dauer der Zeitintervalle, mit denen Einzelreizungen von kürzerer Dauer als die Präsentationszeit aufeinander folgen müssen, damit durch ihre Summation gerade noch eine geotropische Krümmung zustande kommt, nenne ich die Relaxationszeit. Das Verhältnis der Relaxationszeit zur Dauer der Einzelreizungen bleibt unverändert, wenn die Einzelexpositionen kürzer sind als die Präsentationszeit. Es beträgt für die optimale Reizlage bei den Keimlingen von *Phaseolus*, *Vicia* und *Helianthus* etwa 12 : 1. Manche Beobachtungen sprechen dafür, daß die Relaxationszeit nichts anderes angibt wie die Zeit, welche die reaktiven Vorgänge, die durch Reizungen von kürzerer als Präsentationszeitdauer ausgelöst werden, brauchen, um durch Autotropismus ausgelöscht zu werden. Die Größe der Relaxationszeit ist abhängig von der Größe der Ablenkungswinkel: je kleiner der Winkel, um so kürzer ist die Relaxationszeit.

X.

Die intermittierende geotropische Reizung hat im Gegensatze zu der entsprechenden heliotropischen keine intensivere, sondern vielmehr eine verhältnismäßig geringere Wirkung als die kontinuierliche Reizung. Bei der intermittierenden geotropischen Reizung kommt es nämlich, falls die Ruhepausen im Verhältnis zu den Reizzeiten nicht zu lange währen, für die Reaktion im wesentlichen auf die Summe derjenigen Zeit an, während deren der Schwerereiz einwirkt. Keinen irgendwie bemerkbaren Einfluß auf den Erfolg hat dagegen die Dauer und die Zahl der Einzelreizungen, sowie die Zeit, über die sich die Einzelreizungen verteilen. Infolgedessen werden die Krümmungen annähernd gleich intensiv, wenn man, gleiche Dauer der Ruhe- und Reizzeiten vorausgesetzt, doppelt so lange intermittierend wie kontinuierlich reizt.

Unter der Präsentationszeit bei intermittierender Reizung habe ich diejenige Gesamtdauer der Einzelreizungen verstanden, bei der gerade noch eine geotropische Krümmung als Nachwirkung eintritt. Diese Zeit ist niemals kleiner als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung. Beide Zeiten sind vielmehr annähernd gleich, und zwar nicht nur dann, wenn die Ruhepausen und Reizzeiten gleich lang sind, sondern auch noch dann, wenn sich bei der intermittierenden Reizung die Reizdauer zur Ruhezeit verhält wie 1 : 5. Aus diesen Tatsachen muß man den Schluß ziehen, daß der Reaktionsvorgang in seinen ersten Anfängen nicht

erst dann beginnt „ausgelöst" zu werden, wenn der Reiz die Präsentationszeit über eingewirkt hat, sondern daß die auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge schon durch eine Reizung von weit kürzerer Dauer eingeleitet werden.

XI.

Die Präsentationszeit beträgt für *Faba*-Epikotyle 6—7 Minuten, für die Epikotyle von *Phaseolus* 6—7 Minuten, für die Hypokotyle von *Helianthus* 5—6 Minuten, also wesentlich kürzere Zeit, als von anderer Seite angegeben wurde. Die Präsentationszeit hängt in erster Linie und in besonders hohem Maße ab von der Reaktionszeit und von der Relaxationszeit. Da von mir der Nachweis erbracht wurde, daß schon durch eine Reizung von weit kürzerer als Präsentationszeitdauer die reaktiven Vorgänge ausgelöst werden, so ist die bisher übliche Begriffsbestimmnng der Präsentationszeit als diejenige Reizdauer, die notwendig ist, um die Reaktion auszulösen, aufzugeben. Meiner Auffassung nach würde man das Wesen der Präsentationszeit am richtigsten treffen, wenn man die Präsentationszeit definieren würde als diejenige Zeit, während deren ein Reizanlaß wirksam sein muß, damit die ausgelösten reaktiven Vorgänge nicht vor dem Ablaufe der Reaktionszeit für die Krümmung wieder so weit ausklingen, daß eine sichtbare Krümmung unterbleibt.

XII.

Auf die geotropische Reaktionszeit bei intermittierender Reizung ist die Dauer der Einzelreizungen fast ohne Einfluß. Von großer Wichtigkeit ist für sie dagegen vor allem die Gesamtdauer der Reizungen, weit weniger die Dauer der Ruhezeiten: so lange sich die Ruhepausen zu den Reizzeiten verhalten wie 5 : 1, tritt die Reaktion an den Keimpflanzen von *Vicia*, *Helianthus* und *Phaseolus* bei der intermittierenden Reizung annähernd ebenso frühzeitig ein wie bei entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Werden die Ruhepausen verhältnismäßig länger, so tritt die Krümmung später ein als nach entsprechender kontinuierlicher Reizung. Die Krümmung bleibt ganz aus, wenn die Ruhezeiten länger dauern als die Relaxationszeit. Es wurde eingehend erörtert, in welcher Weise die Relaxationszeit abhängig ist von der Dauer der Einzelreizungen, von der Gesamtdauer der Reizung und von der Dauer der Ruhepausen.

XIII.

Zwei geotropische Reizungen, die an einem parallelotropen Organe auf entgegengesetzten Seiten nacheinander erfolgen, können sich, wie der Erfolg lehrt, nicht im perzeptorischen Teile des Reizvorganges hemmend beeinflussen. Einige Versuche von mir lehren ferner, daß die Hemmung nicht allein in dem Antagonismus der Reaktionen zu suchen ist, sondern schon in früheren Teilen des Reizvorganges vor sich gehen muß. Lehrreich sind in dieser Hinsicht namentlich meine Versuche über die Wirkung von Reizungen, die nicht genau auf entgegengesetzten Seiten der Pflanze bewirkt werden. Rechtwinklig zu einander erfolgende Reizungen heben einander hinsichtlich der Reaktion nicht auf, vielmehr kommt es zu einer resultierenden Krümmung. Eine solche Krümmung, in Richtung der Verlängerung der Halbierenden des Differenzwinkels, den die Reizungen miteinander bilden, trat bei allen meinen Versuchen ein, mochte der Winkel nun klein sein oder 90° oder mehr Grade betragen, so auch dann noch, als der Differenzwinkel nur um 5° von 180° abwich! Die Krümmung erfolgte in diesem Falle annähernd rechtwinklig zu den beiden Reizrichtungen.

XIV.

Aus der Tatsache, daß die geotropischen Erregungen sich annähernd verhalten wie die Sinus der Ablenkungswinkel, darf man nicht den Schluß ziehen, daß nur die auf der Längsachse des Sprosses rechtwinklige Komponente für die Krümmung in Betracht kommt. Diese Tatsache dürfte vielmehr nur aus den Beziehungen zwischen den Reizzuständen, die in verschiedenen Ablenkungswinkeln geschaffen werden, erklärt werden können. Manches spricht dafür, daß diese Reizzustände nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden sind.

Das Hauptergebnis meiner Versuche über die Größe der geotropischen Empfindlichkeit scheint mir der Nachweis zu sein, daß die Empfindlichkeit ebenso wie auch die Unterschiedsempfindlichkeit außerordentlich groß ist, weit größer, als aus den bisherigen Beobachtungen zu ersehen war, und daß sie nicht hinter derjenigen für den Lichtreiz zurücksteht. Die geotropische Krümmung der Pflanzen hängt überaus innig von der Intensität, von der Angriffsrichtung und von der Zeitdauer des Reizanlasses ab. Die noch fast überall herrschende Auffassung, daß man aus der Größe der

Reaktionszeit oder der Präsentationszeit einen Schluß ziehen könne auf die Größe des Empfindungsvermögens einer Pflanze, muß auf Grund der vorliegenden Tatsachen aufgegeben werden. Ein hohes Empfindungsvermögen für sehr verschiedene Reizanlässe dürfte jedem Plasma zukommen; die Reizreaktionen sind als Anpassungserscheinungen nur der Ausdruck der spezifischen Bedürfnisse der Organismen. Diese Gesichtspunkte sind bei der Beurteilung der Perzeptionsvorgänge nicht außer acht zu lassen.

Bei vielen meiner Versuche, in denen eine Geoperzeption und eine geotropische Krümmung eintrat, konnte ich eine Ansammlung der Stärkekörnchen auf den entsprechenden Hautschichten nicht beobachten. Meine Versuche zeigen also, daß für eine in verhältnismäßig kurzer Zeit erfolgreiche Geoperzeption eine solche Ansammlung nicht nötig ist. Dagegen erlauben meine Versuche keine Entscheidung darüber, ob der Druck oder besser die Druckrichtung der Stärkekörnchen für die Geoperzeption, die eine geotropische Krümmung zur Folge hat, allein von Bedeutung ist.

Die der Statolithenhypothese zugrunde liegende Hypothese, daß die Plasmahaut der Zelle die „Hautsinnesschicht" der Zelle ist, ist bisher nicht hinreichend begründet. Daß das Innenplasma wegen seiner Bewegungen und Strömungen an der Geoperzeption nicht beteiligt sein könne, läßt sich bei der heutigen völligen Unkenntnis der Vorgänge im Plasma nicht beweisen.

Tübingen, Botanisches Institut, 20. September 1904.

Literatur-Verzeichnis

zu Teil II.

895. Czapek, F. Untersuchungen über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895, p. 243 ff.).

895b. —. Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Bd. 104, Abt. I, 1895, p. 337 ff.).

898. —. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 175 ff.).

901. —. Über den Vorgang der geotropischen Reizperzeption in der Wurzelspitze (Berichte d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 19, 1901, Generalversammlungsheft, p. 116 ff.).

892. Darwin, F., und Pertz, D. F. M. On the artificial production of rhythm in plants (Annals of Botany, Bd. VI, 1892, p. 245 ff.).

903. — und —. On the artificial production of rhythm in plants (ebda. Bd. XVII, 1903, p. 93 ff.).

903a. Darwin, F. The statolith-theory of geotropism (Proceedings of the royal society of London, Bd. 71, 1903, p. 362 ff.).

903. Fitting, H. Untersuchungen über den Haptotropismns der Ranken (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, p. 545 ff.).

904. —. Geotropische Untersuchungen. Vorläufige Mitteilung (Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 22, 1904, p. 361 ff.).

903. Haberlandt, G. Zur Statolithentheorie des Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, p. 447 ff.).

904. —. Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1904.

860. Hofmeister, W. Über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzenteilen (Ber. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss., math. nat. Kl., Bd. XII, 1860, p. 175 ff.).

902. Jost, L. Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze (Biolog. Centralblatt, Bd. XXII, 1902, p. 161 ff.).

901. Němec, B. Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901, p. 80 ff.).

900. Noll, F. Über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, p. 457 ff.).

902. —. Zur Kontroverse über den Geotropismus (Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XX, 1902, p. 403 ff.).

903b. —. Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz (Biolog. Centralblatt, Bd. XXIII, 1903, p. 281 ff.).

904. Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904, Bd. II.

899. Rothert, W. Referat über Wachtel, M. Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln (Botan. Ztg., Bd. LVII, 1899, p. 227 ff.).

879. Sachs, J. Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile (Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg, Bd. II, p. 226 ff.).

879b. —. Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens (ebda. Bd. II, 1882, p. 209 ff.).

899. Wachtel, M. Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln (russisch, vergl. Rothert, 899).

882. Wiesner, J. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, Teil II (Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Bd. 43, 1882, p. 1 ff.).

Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropistischen Bewegung.

Von

Graf H. Luxburg.

Mit 2 Textfiguren.

Unsere heutige Kenntnis von der Wachtsumsverteilung in Pflanzenorganen bei der geotropischen Krümmung beruht großenteils auf den bekannten Resultaten der Versuche von Julius Sachs[1]) mit Keimwurzeln und Sprossen. Trotz des recht provisorischen Charakters, speziell der Keimwurzelversuche, scheint nur bei Grasknoten eine Nachprüfung der Sachsschen Ergebnisse vorgenommen worden zu sein. Sagt Sachs selbst zusammenfassend an anderer Stelle[2]), daß die geotropischen Vorgänge bei der Abwärtskrümmung der Keimwurzeln „in allen Punkten wesentlich dieselben sind, wie bei der Aufwärtskrümmung der Sproßachsen“, indem „während der Krümmung eine Verlangsamung der Verlängerung der Wachstumsachse eintritt, während die konvex werdende Seite stärker, die konkav werdende schwächer wächst, als es bei ungestörtem Wachstum in vertikaler Richtung der Fall sein würde“, so zeigen doch seine eigenen Messungen an Gramineenknoten, daß der gleiche Effekt nicht immer auf dieselbe Weise erreicht wird. Die überaus umfangreiche Literatur der letzten Dezennien über den Geotropismus beschäftigt sich mit diesen Fragen nur wenig, da andere Probleme im Vordergrund des Interesses standen und stehen. Immerhin liegen einige wichtige Einzelbeobachtungen vor, so die

---

1) J. Sachs, „Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln“, 1873, Ges. Abhandl. II, p. 852. — „Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter, sich aufwärts krümmender Sprosse“, 1871, Ges. Abhandl. II, p. 945.

2) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1887, p. 730.

F. Nolls [1]) an *Hippuris vulgaris*, dessen Luftsprosse sich nach den Messungen dieses Forschers unter sehr beträchtlicher Beschleunigung des Mittelwachstums geotropisch aufrichten. Dadurch wurde wiederum gezeigt, daß die Sachssche Regel nicht Allgemeingültigkeit beanspruchen kann. Eine Bestätigung und Erweiterung der Sachsschen Messungen an Grasknoten gab später Pfeffer [2]), der auch die weitgehende Verschiebung der neutralen Zone nach der konkav werdenden Flanke des krümmenden Knotens konstatieren konnte. Weiter scheinen mehr beiläufige Messungen Barths [3]) sowie Briquets [4]) an verschiedenen Gelenkpflanzen darauf hinzuweisen, daß hier ähnliche Verhältnisse wie bei Grasknoten vorliegen möchten. Doch sind die diesbezüglichen Untersuchungen namentlich des letzteren Forschers wenig kritisch und auch methodisch unzulänglich. Später soll näher hierauf eingegangen werden.

Das Studium des Wachstums bei allseitig gleicher Schwerkraftreizung (auf dem Klinostaten) hatte durch Elfvings [5]) und Schwarzs [6]) gleichzeitige und voneinander unabhängige Untersuchungen schon früh die Tatsache ergeben, daß Keimwurzeln (Elfving und Schwarz), die Fruchtträger von *Phycomyces nitens* (Elfving) und auch einige Keimsprosse (Schwarz) keine nachweisbare Änderung der Wachstumsschnelligkeit im Vergleich zur normalen Vertikalstellung zeigen. Elfving [7]) fand dann noch, daß Grasknoten durch den diffusen Schwerkraftreiz veranlaßt werden können, das bereits erloschene Wachstum wieder aufzunehmen, ebenso wie es Sachs [8]) schon für den einseitigen tropistischen Reiz konstatiert hatte. Eine Krümmung unterbleibt am Klinostaten

1) F. Noll, „Beitrag zur Kenntnis d. physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zugrunde liegen". Arbeiten des Botan. Instituts in Würzburg, 1888, Bd. III, p. 507.

2) W. Pfeffer, „Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen", 1893, p. 393. Ebenso R. Barth, „Die geotrop. Wachstumskrümmungen d. Knoten". Leipziger Dissert. 1894, p. 31 f.

3) Barth, a. a. O.

4) J. Briquet, „Monographie du genre Galeopsis". Brüssel 1893, p. 73 ff.

5) F. Elfving, „Beitrag zur Kenntnis d. phys. Einwirkung d. Schwerkraft auf d. Pflanzen", aus Acta Soc. scient. Fenn., T. XII, 1880.

6) F. Schwarz, „Der Einfluß d. Schwerkraft auf d. Längenwachstum d. Pflanzen". Untersuch. aus d. botan. Inst. zu Tübingen, 1881, Bd. I, p. 53.

7) F. Elfving, „Über das Verhalten d. Grasknoten am Klinostaten". Sep.-Abdr. aus Öfversigt af Finska Vetensk. Soc: s Förh. 1884.

8) Sachs, 1871, a. a. O.

selbstverständlich. Schwarzs und Elfvings Resultate können in den Grenzen der allerdings beträchtlichen Versuchsfehler als ganz gesichert gelten, und auch das Elfvingsche Klinostatenwachstum ist durch häufige Nachprüfung bestätigt worden[1]. In neuerer Zeit wurde manchmal versucht, in theoretischen Diskussionen diese Tatsachen zu verwerten (vgl. den allgemeinen Teil dieser Arbeit), neue experimentelle Resultate sind aber nicht bekannt geworden.

Noch eine dritte Seite des Problems sei wenigstens erwähnt: Die Reizwirkung der Inverslage auf die Wachstumsbewegung. Über diesen Gegenstand ist in jüngster Zeit eine ausführliche experimentelle Untersuchung Herings[2] erschienen, auf welche ich hier verweisen kann. Auch eine Zusammenstellung der bezüglichen Literatur ist dortselbst zu finden.

Auf diese kurzen Bemerkungen, mit welchen nur eine allgemeine Orientierung über den Stand unseres Wissens auf diesem Gebiet beabsichtigt war, glaube ich mich hier um so mehr beschränken zu dürfen, als in den einzelnen Kapiteln dieser Arbeit noch öfters Gelegenheit sein wird, detaillierter auf die Literatur einzugehen. Im folgenden werde ich außer einer Nachprüfung der erwähnten Messungen Sachs' und Nolls mit vollkommeneren Methoden eine Bearbeitung der einschlägigen Fragen bei einigen (monokotylen und dikotylen) Knotenpflanzen zu bringen versuchen. Auch die Wirkung intermittierender Reizung wurde bei Keimwurzeln mehr nebenbei untersucht. Daran wird sich eine Untersuchung der bisher noch gar nicht berücksichtigten Frage schließen, ob sich die plötzliche Vertauschung der normalen Vertikallage eines radiärparallelotropen Organs mit der horizontalen Reizlage als transitorischer Reiz auf das Wachstum bemerklich macht, wie es genugsam für andere plötzliche Reizwirkungen bekannt ist. Bei einer mehr theoretischen Besprechung der Resultate sollen, wie gleich hier bemerkt sein mag, alle mit Geoperzeption, Klinostatentheorie usw. zusammenhängenden Fragen nur soweit gestreift werden, als es mir zum Verständnis meiner Resultate notwendig erscheint, oder diese direkte Schlußfolgerungen gestatten.

Bei allen Objekten wird stillschweigend vorausgesetzt, daß entsprechend geleitetes Wachstum die Krümmungen bewirkt. Kohls

---

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, 1904, p. 651.

2) G. Hering, „Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane". Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XL, Heft 4, 1904.

Krümmungstheorie[1]) hat sich, berechtigter Weise, nirgends Eingang zu schaffen vermocht, und scheint vom Autor selbst nicht festgehalten zu werden[2]). Ein abermaliges Eingehen auf seine Theorie erscheint daher nicht mehr ganz zeitgemäß, auch könnte nach den ausführlichen Widerlegungen, welche dieselbe von verschiedenen Seiten[3]) erfahren hat, nicht mehr viel Neues vorgebracht werden. Ferner soll in keinem Fall auf die Beteiligung der einzelnen Gewebe beim Krümmungsvorgang und überhaupt auf die innere Mechanik desselben eingegangen werden. Solche Studien, die zudem für jedes einzelne Objekt besondere Untersuchungen erfordern würden, liegen außerhalb der hier gestellten Aufgabe. Pfeffers[4]) Studien an Grasknoten weisen für Fragestellung und Methodik künftigen derartigen Untersuchungen den Weg.

Die vorliegenden Untersuchungen sind von Januar 1903 bis Juli 1904 im botan. Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Es ist mir aufrichtigstes Bedürfnis, an dieser Stelle dem Geh. Hofrat Prof. Dr. W. Pfeffer herzlichsten Dank zu sagen für alles, was ich ihm im allgemeinen und für diese Arbeit im besonderen verdanke.

Experimenteller Teil.

Die Geschwindigkeit und Verteilung des Wachstums während der geotropischen Krümmung und auf dem Klinostaten im Vergleich zur Normallage.

Da es schon auf Grund der bisher bekannt gewordenen Tatsachen feststeht, daß die Wachstumsverteilung, durch welche die Pflanze die tropistische Krümmung eines Organs erreicht, mit einer Geschwindigkeitsänderung des Gesamtwachstums (gemessen an der Mittelzone) verknüpft sein kann, aber nicht verknüpft sein muß, so müssen empirische Untersuchungen für jeden einzelnen Fall das tat-

1) F. G. Kohl, „Die Mechanik der Reizkrümmungen". Marburg 1894.

2) F. G. Kohl, „Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen". Botan. Zeitung 1900, p. 1.

3) W. Rothert, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. XV, p. 593. — F. Noll, Flora 1895, Ergänzungsbd. p. 44. — Vgl. auch W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Band II, 1904, p. 664 f.

4) W. Pfeffer, „Druck und Arbeitsleistung usw.", 1893, Kap. 11. Sep.-Abdr. aus Abhandl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wissensch., Bd. XX.

sächliche Verhalten feststellen. Allgemein scheint bei der tropistischen Krümmung, das Wachstum jeder einzelnen Längslamelle regulatorisch so gelenkt zu werden, daß ein stetiger Geschwindigkeitsabfall von der X- nach der V-Seite[1]) hergestellt wird[2]), der in Fällen gesteigerter Geschwindigkeit der Mittelzone entsprechend steiler ausfällt. V- und X-Flanke erfahren also in allen bekannten Fällen eine ungleichsinnige Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit, und es erscheint entschieden ökonomisch, aber nicht zur Krümmung absolut notwendig, daß eine neutrale Zone (d. h. eine Zone, deren Wachstumsgeschwindigkeit keine Änderung erfährt), im Innern des Organs existiert, die bisher immer festgestellt werden konnte. Bei krümmenden Grasknoten ist sie näher an die V-Flanke, bei den meisten Sprossen etwas nach der X-Flanke hin verschoben. Häufig erfährt die V-Seite sogar eine passive Verkürzung (Kompression) besonders bei langsamem Gesamtwachstum und schnellem Krümmungsverlauf. Auch bei den haptotropistischen Rankenkrümmungen, die ja nach Fittings[3]) Untersuchungen unter sehr starker Wachstumsbeschleunigung (auch der inneren Organhälfte) erfolgen, erfährt die V-Flanke oft eine geringe Verkürzung, jedenfalls keine Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit.

Bei genügend schneller Rotation um die horizontale Klinostatenachse kann im radiär-parallelotropen Organ — und dieses kommt hier allein in Betracht — keine Krümmung ausgeführt werden, denn bei allseitig gleichem Perzeptions- und Reaktionsvermögen kann der „Diffusreiz“ nicht die zur Krümmung notwendige asymmetrische Wachstumsverteilung zur Auslösung bringen. Anders steht es mit der Frage, ob anderweitige Erfolge der einseitig wirkenden Schwerkraft, von denen uns hier nur die Beeinflussung der mittleren Wachstumsgeschwindigkeit interessiert, ebenso kompensiert werden. Die Erfahrungen an Grasknoten einerseits, an Wurzeln und Pilzhyphen anderseits, lehren, daß mehrere Möglichkeiten bestehen, daher kann nur empirisch von Fall zu Fall entschieden werden. Später werde ich mehr von der theoretischen Seite auf diese und neue Tatsachen kurz zurückkommen.

1) So sollen im folgenden der Kürze wegen die spätere Konvex- und Konkavseite bezeichnet werden.

2) W. Pfeffer, Physiologie, 1904, p. 663.

3) H. Fitting, „Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken“. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, 3. Abschn., p. 565.

I. Versuche mit Keimwurzeln.

1. Nachprüfung der Sachsschen Versuche.

Die Versuche, auf welche Sachs[1]) seine Lehre vom langsameren Mittelwachstum sich geotropisch krümmender Wurzeln stützt, bestehen in der Messung von vier Keimwurzeln der Saubohne (großsamige Varietät), deren Wachstum mit dem der gleichen Anzahl Kontrollwurzeln paarweise verglichen wird. Die Versuchsdauer betrug 14 Stunden. Zwei Versuchswurzeln standen horizontal, zwei fast vertikal aufrecht. Vorher waren die Wurzeln durch freihändig aufgetragene Tuschestriche auf zwei gegenüberliegenden Seiten in vier Zonen (im Abstand von 2 mm) vom Vegetationspunkt ab geteilt worden. Die Messung geschah immer durch Vergleichen mit angelegtem Maßstab, bei den gekrümmten Wurzeln durch Messung der Sehnen und Schätzung des Krümmungsradius für jede einzelne Zone mittels Anlegen eines auf Glimmer geritzten Kreissystems. Für seine Markierung gibt Sachs eine Genauigkeit von 0,1 mm an, die nach meinen Erfahrungen kaum erreicht sein dürfte.

Gegenüber dem absoluten Zuwachsen der Kontrollwurzeln (Mittelzonen) von 10,5, 8,5, 4,3 und 5,5 mm zeigt sich das Wachstum der gekrümmten Wurzeln verzögert um die entsprechenden Werte von 2,1, 1,5, 1,2 und 0,5 mm, alles auf die ganze Versuchsdauer von 14 Stunden gerechnet. Der Ausschlag des vierten Versuches fällt ohne weiteres in die Grenzen der Versuchsfehler und auch bei den anderen erscheint dies keineswegs ausgeschlossen. Da Sachs nur diese vier Versuche angestellt hat, konnte ihn immerhin die übereinstimmende Richtung des Ausschlags verleiten, das Resultat zu generalisieren; zahlreichere Messungen hätten ihn erkennen lassen, daß die Übereinstimmung eine zufällige war. Die vergleichenden Zellmessungen, durch die er das Resultat zu stützen sucht, sind zu wenig zahlreich, um sichere Durchschnittswerte liefern zu können. Außerdem kann diese Methode zwar eventuell eine willkommene Bestätigung eines auf andere Weise gewonnenen Resultats bringen, ist aber allein nicht beweisend, schon weil die Möglichkeit weiterer Zellteilungen im Verlauf des Krümmungsprozesses sich nicht sicher ausschließen läßt.

---

1) J. Sachs, 1873, a. a. O.

Meine eigenen Versuche, aus denen die Tabellen I und II eine Zusammenstellung bringen werden, sind fast ausschließlich an den Keimwurzeln von *Lupinus albus* ausgeführt worden, welche sich als das bei weitem geeignetste Versuchsobjekt für derartige Untersuchungen bewährten. Doch werden auch einige Versuche mit *Vicia Faba* mitgeteilt werden, wo ich mit der Kulturrasse Johnsons Wonderful noch die besten Resultate erhielt. Alle mitgeteilten Versuche sind mit Samenmaterial vom Sommer 1902 im darauffolgenden Winter angestellt worden. Als ich im Winter 1903 auf 1904 die Messungen an *Vicia Faba* noch weiter auszudehnen unternahm, zeigte sich, daß alle Bemühungen vergebens waren, überhaupt vergleichbare und wirklich gerade gewachsene Wurzeln zu erhalten. Nachdem das Material verschiedener angesehener Firmen gleichmäßig aller darauf verwendeten Mühe spottete[1]), bleibt mir nur die Annahme, daß die betreffende Jahresernte minderwertig ausgefallen ist. So mußten leider die Versuche abgebrochen werden. Die ausschließliche Verwendung von Lupinen bei den später mitzuteilenden Versuchen mit intermittierender Reizung erklärt sich aus derselben Ursache. Vielleicht würden die Keimwurzeln von *Aesculus Hippocastanum*, auf welche schon Sachs hinweist, ein noch geeigneteres Objekt abgeben, wenn Kulturen in größtem Maßstab angelegt würden. Wegen der sehr unregelmäßigen Keimung (die Keimfähigkeit scheint bald definitiv verloren zu gehen) konnte ich lediglich feststellen, daß diese Wurzeln alle andern von mir untersuchten an relativer Unempfindlichkeit, gleichmäßigem Wachstum und geringer Neigung zu störenden Nutationen übertreffen; doch gelang es mir nicht, vergleichbares Material zu erhalten, was für jede statistische Methode natürlich Vorbedingung ist. Auch hatte ich stark gegen Bakterien zu kämpfen, die zwischen Schale und Kotyledonen sitzend, auch Versuche steril zu arbeiten vereitelten.

Methodik.

Als ich mich bald von der geringen Genauigkeit der Sachsschen Methodik überzeugt hatte, ging mein erstes Bestreben dahin, einen Weg zu finden, der gestattete, mit geringeren methodischen Fehlerquellen zu arbeiten. Wenn sich nun auch später herausstellte, daß eine Steigerung der Genauigkeit durchaus überflüssig

1) Dies wurde mir auch von anderer Seite bestätigt.

war, weil die individuellen Verschiedenheiten die Versuchsausschläge wohl stets übertreffen, so sei doch kurz das von mir angewendete Verfahren beschrieben. Besonders gut hat sich eine Markierungsvorrichtung bewährt, die für gleiche oder ähnliche Zwecke, eventuell mit geringen Modifikationen bei künftigen Arbeiten gute Dienste leisten können wird.

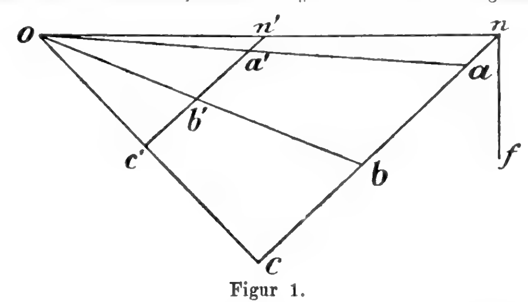
Im Prinzip besteht die Vorrichtung aus einem mit Tusche getränkten Haar, das in einen längeren Faden an geeigneter Stelle eingeschaltet ist, der an einem Ende festgeklemmt wird und mit dem anderen frei in horizontaler Richtung auf einem Maßstab verschoben werden kann. Durch abwechselndes Heben und Senken des festgeklemmten und Verschieben des freien Endes auf dem Maßstab werden die Marken in beliebigem Abstand auf das Objekt aufgesetzt. Das Prinzip der Winkelvergrößerung gestattet, große Genauigkeit zu erzielen.

Der Apparat, aus einfachsten Hilfsmitteln zusammengestellt, bestand hauptsächlich aus einem alten, mit Zahn und Trieb beweglichen Mikroskopstativ, unter dessen Ausziehtubus das eine Ende des Fadens fest eingeklemmt ist, während das andere Ende, entsprechend belastet, frei über einen horizontalen Holzmaßstab herabhängt, der etwa 30 cm lang und vorteilhaft an einer Kante mit Metall ausgelegt ist. Der Maßstab — mit $\frac{1}{2}$ mm Teilung versehen — wird am besten parallel über der rechten Kante des Arbeitstisches mit zwei Stativen ein für allemal unverrückbar befestigt, die Stative mit Schraubstöcken an die Tischplatte angeschraubt. Der Abstand von der Tischkante richtet sich nach den Dimensionen des Mikroskopstativs. In den Faden, der zugleich fein und widerstandsfähig zu wählen ist, ist im Abstand von ungefähr 5—15 cm vom Tubus ab gerechnet, ein feines, entfettetes Menschenhaar eingeschaltet, das, mit Tusche getränkt, die Marken aufträgt. Durch Drehen des Zahnrades läßt sich der Faden in vertikaler Ebene heben und senken, außerdem ist er horizontal auf dem Maßstab verschiebbar. Da sich die Handhabung an einem Beispiel am kürzesten beschreiben läßt, solle eine Keimwurzel vom Vegetationspunkt ab in Zonen von möglichst genau 1 mm geteilt werden. Zunächst sind einige Vorbereitungen zu treffen. Der Tubus wird in solcher Entfernung vom Maßstab aufgestellt, daß die Fadenlänge (von Tubus bis Maßstab) 1 m beträgt. Dies sei dann möglichst genau der Fall, wenn das freie Fadenende auf Teilstrich n (vgl. die Textzeichnung auf p. 407) der Skala fällt, der vorteilhaft nahe an das hintere Ende des Maßstabes zu liegen kommt. Man stellt auf Teilstrich n ein, und legt dann einen schmalen aus Millimeterpapier geschnittenen Streifen so auf das andere Fadenende, daß der Nullpunkt fest am Tubus ansteht. Das hundertste Millimeter des Streifens sei besonders bezeichnet. Auf diesen Teilstrich wird dann die krumme Spitze einer Präpariernadel möglichst genau eingestellt, welche von einem hinter dem Faden stehenden Stativ in entsprechender Höhe getragen wird. Durch leichtes Klopfen auf den Fuß des Nadelstativs läßt sich mühelos und schnell genau einstellen. Entfernt man hierauf den Streifen, so ist durch die Nadelspitze der Faden im Verhältnis 1 : 10 geteilt. Nun wird der Faden etwas gehoben und die Wurzel, die gut in feuchtes Filtrierpapier gepackt, mittels Klammer an den Kotyledonen auf einem weiteren Stativ befestigt ist, so dicht unter die Nadel geschoben, daß die Organachse parallel zum Maßstab und die

Nadel über die zu markierende Zone genau median zu stehen kommt. Einstellung nach Augenmaß gibt hinreichende Genauigkeit. Dann wird die Nadel entfernt und durch Verschiebung des Fadens das Haar über den Anfangspunkt der Teilung (Vegetationspunkt) gebracht. Liegt das freie Fadenende jetzt auf Teilstrich a des Maßstabes, so erfolgt nunmehr die Markierung durch sukzessives Heben und Senken des mit Tusche getränkten Haares und Verschieben des Fadens auf dem Maßstabe um je 10 mm. Am besten streicht man mit dem feuchten Tuschestückchen (Pinsel) rasch einmal nach jeder Hebung des Fadens über denselben hinweg. Die Feinheit der Marken läßt sich durch stärkeres oder geringeres Aufdrücken abstufen. Auf diese Weise ist es mit Leichtigkeit möglich, Marken im Abstand von $^1/_2$ oder $^1/_3$ mm zu setzen, und bei einiger Übung läßt es sich erreichen, daß der Fehler 0,05 mm nicht übersteigt. Die Vorbereitungen erfordern, wenn das Mikroskopstativ seinen einmal ausgemessenen Stand beibehält, etwa eine bis zwei Minuten, die Markierung selbst geht nicht langsamer von statten, wie bei freihändigem Arbeiten. Aus der nebenstehenden schematischen Zeichnung ist sogleich ersichtlich, daß es nur darauf ankommt, daß das Verhältnis

$$\frac{a'b'}{ab} = \frac{b'c'}{bc} = \ldots\ldots = \frac{on'}{on} = \frac{1}{10}$$

gewahrt bleibt, was ohne Rücksicht auf die Winkel, welche Fadenrichtung und Maßstab einschließen, stets dann erreicht ist, wenn $n'b' \parallel nb$ und $ab = bc$ gemacht wird.



Figur 1.

In der Figur ist der Deutlichkeit wegen das konstante Verhältnis gleich $^1/_2$ angenommen.

Für die Messung der geraden und gekrümmten Wurzeln ist der Zeißsche „Zeichenapparat für schwache Vergrößerungen" bei weitem am geeignetsten. Da er mir erst nach Abschluß dieser Versuche zur Verfügung stand, behalf ich mich mit folgender Vorrichtung: Ein Mikroskop wurde mit dem Zeißschen Objektiv a* und einem schwachen Okular, ferner mit dem großen Abbéschen Zeichenapparat ausgerüstet. Auf den Objekttisch kam zuerst ein Bogen schwarzes Papier, darauf eine flache Glasschale mit Planboden. Auf derselben war ein Kork befestigt, in den die Keimlinge so festgesteckt wurden, daß die zu messende Wurzel flach dem Boden der Schale anlag, und ganz mit Wasser bedeckt werden konnte. Der Tubus wurde auf die Mittelebene der Wurzeln (d. h. auf scharfe Kontur) eingestellt und in dieser Stellung fixiert. Geringe individuelle Dicken-Unterschiede kommen bei der schwachen

Vergrößerung, die bei den meisten Versuchen 5,8 betrug, nicht in Betracht. Da auffallendes Licht benutzt werden mußte, wurde vorteilhaft mit Zeichenfeder und weißer Tinte auf schwarzes Papier gezeichnet, wobei dann das Bild der Zeichnung stark abgeblendet werden konnte. Durch zwei schnelle Striche fixierte ich zuerst die Lage der obersten und untersten Marke, dann die der übrigen und die Kontur der Wurzel. Bei der schwachen Vergrößerung ist gleichzeitig alles genügend scharf zu sehen. Durch besondere Versuche überzeugte ich mich natürlich, daß die Wurzel im Wasser während der kurzen Zeit, die das Abzeichnen erfordert, keinerlei Dimensionsänderungen erfährt; solche werden erst nach einigen weiteren Minuten bemerkbar, während vom Augenblick, wo die Wurzel ins Wasser kommt, bis zur Fertigstellung der Skizze kaum mehr als eine Minute verstreicht. Auf der Zeichnung wurden dann für jede Wurzel beliebig viele Punkte der Mittellinie konstruiert und mit Stecknadeln abgesteckt. Mittels eines Streifens Millimeterpapier wurde dann die ganze Länge der Mittellinie zwischen den beiden äußersten Marken gemessen, und auf Zehntelmillimeter abgeschätzt. Die Werte wurden dann entsprechend reduziert. Sie können, obwohl immer nur eine Flanke markiert wurde, mit umso mehr Berechtigung direkt auf die Mittelzone bezogen werden, als schon bei der Markierung eigentlich nur die Projektionen der markierten Oberflächenstrecken auf eine Horizontalebene (Mittelebene) genau die gewollte Länge einhalten, während die absoluten Längen der markierten Flankenzonen nach der Wurzelspitze zu wegen deren konischer Form etwas zunehmen. Gleiches gilt wieder von der Zeichnung, die auch die Projektion der wahren Längen auf die eingestellte Mittelebene liefert. — Im übrigen kann ich mich kurz fassen: alle von Sachs angegebenen Vorsichtsmaßregeln wurden natürlich beachtet. Die Wurzeln wurden in feuchten Sägespänen kultiviert und keimten im konstanten Wärmezimmer des Instituts bei ca. 22° C. Beiläufig sei erwähnt, daß selbst geringe Beimengungen von Kiefernspänen (von *Pinus sylvestris*) schädlich wirken wegen des Harzgehaltes und daß auch Späne stark gerbstoffhaltiger Hölzer unbrauchbar sind (zB. Eiche). Am besten sind Fichten- oder Pappelspäne, auch Buchenspäne sind brauchbar. Wichtig ist ferner die Qualität. Zu feine Späne backen leicht zusammen, zu grobe, besonders wenn sie aus feinen herausgerissenen Spreißeln bestehen, verwunden. Stets ist längeres Reiben der feuchten Späne zwischen den Händen zur Erzielung

eines ganz homogenen Keimbetts notwendig. Vernachlässigung solch scheinbar nebensächlicher Umstände schließt wirklich gerades Wachstum meist völlig aus. Mit Ausnahme von Versuch X, der ganz im Wärmezimmer ausgeführt wurde, wurden die Wurzeln in einem geheizten Laboratoriumsraum zum Versuch vorbereitet. Die paarweise Zusammenstellung der Versuchs- und Kontrollwurzeln wurde mit peinlichster Sorgfalt vorgenommen. Immer wurde die ganze wachsende Zone markiert, wozu meist zehn Punkte im Abstande von 1 mm vom Vegetationspunkt ab aufgetragen wurden. Kotyledonen und Wurzelbasis wurden in feuchtes Filtrierpapier gewickelt, und nach dem Markieren der Keimlinge mit nicht rostender Metallnadel auf dem paraffinierten Kork eines ca. 8 cm hohen Medizingläschens befestigt. Diese standen in zum Teil mit Wasser gefüllten Porzellanschalen unter einer ganz mit nassem Papier ausgeschlagenen Glasglocke in völlig dampfgesättigtem Raum. Durch einen unten in das Wasser tauchenden Saugstreifen war dafür gesorgt, daß die Papierhüllen der Wurzeln stets völlig durchtränkt blieben. Versuchs- und Kontrollwurzeln standen stets unter derselben Glocke. Jede so vorbereitete Wurzel wurde sogleich an den Ort gebracht, wo sie die Versuchszeit über zu stehen hatte. Zum Transport wurde eine ganz analog beschickte Schale mit Glocke benutzt.

Die beiden folgenden Tabellen geben einen Auszug meiner Versuche mit *Lupinus albus* und *Vicia Faba*. In jeder Reihe steht zunächst die Versuchsnummer. Jeder Versuch besteht aus der Messung einer Versuchswurzel und zugehöriger Kontrollwurzel. Nur Versuch VIII gibt den Durchschnitt aus drei, und Versuch X aus zwei Versuchspaaren. In diesen Fällen waren die sechs resp. vier Wurzeln bei Versuchsbeginn äußerlich völlig gleichwertig. Als Versuchsdauer wurde die Zeit von beendigter Markierung bis beendigter Messung gerechnet. In der Kolonne „Temperatur“ bedeutet W.-Z. die Temperatur des konstanten Wärmezimmers, die je nach der Höhe, in der die Glocken aufgestellt waren, zwischen 26° und 27° C. schwankte, aber während des betreffenden Versuchs konstant blieb. Die ursprüngliche Länge der Wurzel bei Versuchsbeginn schwankte, auch wo keine genauen Zahlen angegeben sind, zwischen 3 und 5 cm. Der Ablenkungswinkel der Versuchswurzeln ist natürlich von der geotropischen Ruhelage aus gerechnet. Die den Zuwachs verzeichnenden Kolonnen bedürfen keiner Erläuterung. Die Differenz a—b zeigt dann einen negativen

Wert, wenn die Kontrollwurzel schneller gewachsen ist. Um vergleichbare Zahlen zu erhalten, folgt schließlich noch eine Umrechnung dieser Werte in Prozente des Gesamtwachstums auf die Zeiteinheit von 10 Stunden bezogen. Dabei ist aber nicht zu vergessen, daß die einzelnen Versuche in ungleichen Stadien der Krümmung abgebrochen wurden. In einigen Fällen war die Ruhelage noch nicht, in einigen schon seit Stunden erreicht.

Tabelle 1. *Lupinus albus.*

Nr. des Versuchs	Versuchs-Dauer	Temperatur	Ursprüngliche Länge in cm	Kontrollwurzeln, Zuwachs (b) der Mittelzone in mm	Ablenkungswinkel der geotropisch gekrümmt. Wurzeln	Versuchswurzeln		
						Zuwachs (a) der Mittelzone in mm	Differ. (a—b)	Differ. in % des Gesamtwachstums pro 10 h
I	24 h 20 m	W.-Z.	3,5	19,2	90°	20,6	+ 1,4	3,0
II	11 h 24 m	"	3,5	17,0	135°	15,6	— 1,4	7,2
III	16 h 26 m	"	—	21,2	135°	21,0	— 0,2	0,5
IV	16 h 27 m	"	> 5	19,0	135°	17,3	— 1,7	5,5
V	6 h 15 m	"	—	7,5	135°	6,7	— 0,8	18,9
VI	6 h 13 m	"	—	7,0	135°	6,8	— 0,2	4,7
VII	7 h 14 m	"	—	8,9	135°	8,1	— 0,8	11,3
VIII	5 h 50 m	"	—	5,8	135°	5,6	— 0,2	6,2
IX	24 h 42 m	8° C.	3	3,1	90°	3,3	+ 0,2	2,6
X	5 h 0 m	W.-Z.	3,5	5,1	135°	5,6	+ 0,5	19,4

Die Durchschnittsverzögerung der Wachstumsgeschwindigkeit der Versuchswurzel gegenüber den Kontrollwurzeln beträgt 1,8% für 10 Stunden. Bei dieser Berechnung wurden die entsprechenden Ausschläge der Versuche VIII und X natürlich mit der Anzahl der Versuchspaare multipliziert.

Tabelle 2. *Vicia Faba.*

Nr. des Versuchs	Versuchs-Dauer	Temperatur	Ursprüngliche Länge in cm	Kontrollwurzeln, Zuwachs (b) der Mittelzone in mm	Ablenkungswinkel der geotropisch gekrümmt. Wurzeln	Versuchswurzeln		
						Zuwachs (a) der Mittelzone in mm	Differ. (a—b)	Differ. in % des Gesamtwachstums pro 10 h
XI	> 48 h	8-9° C.	3,5	8,7	90°	11,5	+ 2,8	6,7
XII	6 h 45 m	W.-Z.	4,5	6,4	135°	6,3	— 0,1	0,1

Es braucht wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden, daß in die Tabellen bloß diejenigen meiner zahlreichen Versuche

aufgenommen wurden, bei denen nicht die geringste Unregelmäßigkeit unterlief. Eine nicht tadellos gerade gewachsene Kontrollwurzel, eine merkliche Ungleichheit des Dickenwachstums, ein an der Wurzelspitze hängender Wassertropfen usw. genügte, um das Versuchspaar sogleich ausscheiden zu lassen. Aus früher erwähnten Gründen kann ich leider nur zwei Versuche mit *Vicia Faba* mitteilen. Ein Blick auf die Tabellen lehrt, daß kleine eventuell vorhandene Ausschläge zwischen normal abwärts wachsenden und sich geotropisch krümmenden Wurzeln mit Sicherheit von den individuellen Verschiedenheiten überdeckt wurden. Nach beiden Richtungen kommen Ausschläge von fast 20% für zehn Stunden vor. Es ist besonders bemerkenswert, daß gerade der Versuch X, der mit den größten Kautelen ausgeführt wurde, die stärkste Beschleunigung des Mittelwachstums der Versuchswurzeln ergab. Dieser Versuch wurde vom Pflanzen der gequollenen Samen bis zur Messung ganz im Wärmezimmer bei nahezu optimaler Temperatur ausgeführt. Zur weiteren Illustration der individuellen Schwankungen sei noch angeführt, daß die drei vergleichbaren Versuchswurzeln des Versuchs VIII für die betreffende Versuchsdauer die Einzelzuwachse: 6,8, 5,0, 5,0, die Kontrollwurzeln entsprechende von 5,6, 6,5, 5,3 aufwiesen. Für Versuch X betrugen die Werte 5,9, 5,2 und 5,5, 4,7.

Außer den mitgeteilten Versuchen wurden noch zur Orientierung grobe Messungen an Wurzeln von *Pisum sativum* und *Zea Mays* ausgeführt. Sie ergaben, daß es hier mit den individuellen Verschiedenheiten nicht besser bestellt ist. Außerdem ist die geringe Dicke dieser Objekte unvorteilhaft.

Als Resultat meiner Untersuchung ergibt sich also, daß eine exakte Entscheidung über das Verhalten der Mittelzone bei sich geotropisch krümmenden Wurzeln solange praktisch unmöglich sein wird, als es nicht gelingen sollte, andere Arten, Kulturrassen oder Kulturbedingungen zu finden, wo die einzelnen Individuen konstanteres Wachstum aufweisen. Denn ich sehe keine Möglichkeit, die statistische Methode, die ja stets im Nachteil ist, hier zu verlassen und etwa vergleichend am selben Objekt zu messen. Dafür läuft für jede einzelne Querzone die große Periode zu schnell ab, und die Inkonstanz derselben gestattet wieder nicht, die Störung durch Rechnung zu eliminieren. Die Kongruenz der Sachsschen Versuche beruht also auf ihrer zu geringen Zahl, doch scheint mir immerhin eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, daß

die Mittelzone bei der Krümmung wenigstens keine nennenswertere Beschleunigung erfährt. Dafür spricht einmal der Umstand, daß sich fast in doppelt so viel Fällen Verzögerung des Mittelwachstums ergab (bei Tab. 1 in 9 von 13 Fällen), und dann die Erfahrung, daß die großen Schwankungen meist durch das abweichende Verhalten relativ weniger Individuen bedingt waren, die sich sonst allerdings durchaus normal verhielten.

2. Keimwurzelversuche mit intermittierender Reizung.

Das Resultat dieser Versuche, auf welche viel Mühe und Zeit verwendet wurde, war recht unbefriedigend. Ich werde mich daher ganz kurz fassen. Es handelte sich nur darum, die Wirkung gleich langer abwechselnder Reizung zweier antagonistischer Flanken auf das Mittelwachstum zu studieren. Die Expositionszeit wurde so gewählt, daß die Wurzeln gerade blieben, während eine geringe Verlängerung der Reizungsdauer wellenförmige Krümmungen zur Folge gehabt hätte. Sie betrug meist zwischen 10 und 20 Minuten. Da *Vicia Faba*, wie erwähnt, vollkommen versagte, arbeitete ich nur mit den Wurzeln der gelben Lupine. Doch blieb auch hier die Güte des Materials bedeutend hinter dem Vorjahr zurück. Über $^{9}/_{10}$ aller Versuche mußten wegen unregelmäßigen Dickenwachstums oder starker Nutationen ausgeschaltet werden. Die intermittierende Reizung wurde automatisch durch das von Fitting[1]) konstruierte Zusatzstück zum Pfefferschen Klinostaten bewirkt. Die Reizungsdauer wird durch entsprechende Regulierung des Klinostatengangs abgestuft. Das genügend vermehrte Gewicht wirkte an einem Flaschenzug, wodurch es ermöglicht wurde, trotz alle zehn Minuten erfolgender Unterbrechung den Apparat die Nacht über in Gang zu erhalten, ohne die Schnur aufwickeln zu müssen. Die Versuche wurden im Wärmezimmer (bei 25,2° C.) ausgeführt, und liefen meist von Nachmittag bis zum folgenden Morgen. Die Wurzeln wurden paarweise zusammengestellt und mittels des Markierungsapparates außerhalb der Wachstumszone mit einer fixen Marke versehen, meist in 11 mm Abstand vom Vegetationspunkt. Auf die Klinostatenachse waren mehrere Korke gesteckt, worauf das Ganze paraffiniert und mit nassem Papier überzogen wurde.

1) Vgl. H. Fitting, „Geotrop. Untersuchungen" (Vorl. Mitteil.). Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXII, p. 362, 1904.

Auf die Korke wurden die Wurzeln parallel zur Achse befestigt und gesondert in Filtrierpapier gepackt. Die Kontrollwurzeln standen in feuchtem und dunklem Raum neben und in gleicher Höhe (Temperatur) mit dem Klinostaten. Im Versuchswurzelzylinder wurde während des ganzen Versuchs ein entsprechendes Wasserniveau erhalten[1]), außerdem war noch der ganze Zylinder innen mit Papier ausgelegt und durch schwarze Tücher verdunkelt. Die Messung geschah durch Vergleichung mit einem Maßstab. Die wenigen verwendbaren Resultate ergaben ein ähnliches Bild wie Tabelle 1 für einseitige Reizung, nur waren nach beiden Seiten hin die Ausschläge noch größer, während der Durchschnitt keine nennenswerte Verschiedenheit der Wachstumsgeschwindigkeit zwischen Versuchs- und Kontrollwurzeln zeigte. Hieraus folgt natürlich nur, daß eine solche, falls vorhanden, durch die individuellen Verschiedenheiten überdeckt wurde. Bei diesem Ausfall glaube ich auf Mitteilung von Zahlen und Einzelheiten, sowie auch auf eine Diskussion der Frage verzichten zu dürfen, ob oder inwieweit positive Resultate einen Rückschluß auf die Verhältnisse bei einseitiger Reizung gestattet hätten.

II. Versuche mit Sprossen.

Sachs' Messungen an Sprossen mit kontinuierlicher apikaler Wachstumszone erstrecken sich auf zahlreiche Spezies, wobei immer dasselbe Resultat: Beschleunigung des Wachstums der X-Seite, Verkürzung der V-Seite und stärkere oder geringere Depression des Mittelwachstums erhalten wurde. Dasselbe erscheint also im Gegensatz zu den Wurzelversuchen gut fundiert und ich habe es im wesentlichen durch eigene, allerdings nicht sehr zahlreiche Messungen an *Silphium Hornemanni* bestätigen können, wobei die Sachssche Methode verwandt wurde. Gegenüber Rotherts[2]) abweichender Ansicht möchte ich gleich hier betonen, daß mir keine einzige Tatsache dafür zu sprechen scheint, daß die Verkürzung der V-Seite auf aktive Tätigkeit der dortigen Zellen zurückzuführen wäre. Es genügt meist durch geringe Verkleinerung

---

1) Vgl. W. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, 1904, p. 570.

2) W. Rothert, Referat über Kohls „Mechanik d. Reizkrümmungen". Biolog. Centralbl. 1895, p. 598.

des Ablenkungswinkels den Krümmungsradius etwas zu vergrößern, um eine absolute Verlängerung auf der V-Seite zu erzielen. Legt man anderseits zB. einen aus zwei Internodien bestehenden *Silphium*-Sproß horizontal, so findet man nach einiger Zeit das erste stark wachsende Internodium bei normaler Kontraktion der Oberseite scharf aufgerichtet, während das zweite infolge Abklingens der großen Periode und zunehmender innerer Widerstände nur wenig gekrümmt erscheint. Die Messung zeigte dann stets trotz der dauernden tropistischen Reizlage die V-Seite schwächer und die X-Seite stärker verlängert. Bestünde die tropistische Reaktion der V-Seite in einer aktiven Verkürzung, so wäre in diesem Fall wenigstens Sistierung des Wachstums zu erwarten. Klinostatenversuche habe ich mit Sprossen dieser Kategorie nur bei *Hippuris* unternommen, worüber später zu berichten sein wird. Analoge Gründe, wie sie früher für die Keimwurzelversuche erwähnt wurden, lassen nur die statistische Methode anwendbar erscheinen. Durch sehr zahlreiche Versuchsreihen müßten also wiederum sichere Durchschnittswerte erhalten werden, die wohl meistens die Schwarzschen Ergebnisse bestätigen dürften.

Genauere Nachprüfung erforderten die Beobachtungen Nolls an *Hippuris*. Er verglich das normale Wachstum einiger Luftsprosse durch sukzessive Messungen an demselben Objekt mit dem Wachstum während der geotropischen Aufrichtung aus der horizontalen Reizlage, indem er die Abstände der Blattquirle auf zwei gegenüberliegenden Seiten in den Zirkel nahm und mit einem Maßstab verglich. Dabei ergaben sich sehr beträchtliche Beschleunigungswerte für die Mittelzone. Noll faßt sich bei der Beschreibung seiner Versuche sehr kurz. Mir bleiben schwere, seine Methodik betreffende Bedenken. So weiß ich nicht, wie er den Gipfelteil der Sprosse, wo die dicht angedrückten Blätter die Internodien vollkommen einhüllen, mit dem Zirkel gemessen haben kann. Nun liegt aber bei vielen Sprossen das Maximum der ersten Krümmung in der Gegend des ersten entwickelten Internodiums, wenn darunter das oberste Internodium verstanden wird, wo die Achse infolge der Entfaltung der Blätter sichtbar wird, manchmal sogar noch höher. Die Vernachlässigung des Unterschiedes zwischen Sehne und Bogen dürfte dagegen nicht ins Gewicht fallen, zumal dieser Fehler die wirklichen Zuwachswerte für die Mittelzone während der Krümmung nur verkleinern könnte. Viel bedenklicher scheint mir, daß Noll die Sprosse zur geotropischen Krümmung

in eine Schale mit Wasser legte. Ich habe öfters die Erfahrung gemacht, daß die Sprosse, wohl infolge geringen Transpirationsschutzes sich schnell zu verkürzen begannen, wenn sie zur Messung aus dem ganz dampfgesättigten Raum in die relativ trockene Zimmerluft versetzt werden mußten. Um diesen Fehler, den ich größtenteils für die Abweichung zwischen meinen und Nolls Resultaten verantwortlich machen möchte, zu vermeiden, mußte die Messung stets besonders rasch vorgenommen werden.

Interessantere Resultate ließen sich von den Gelenksprossen erwarten, deren Wachstumsmodus allgemein dadurch charakterisiert ist, daß sich die Sproßachsen abwechselnd aus ausgewachsenen und eingeschalteten, längere oder kürzere Zeit wachstumsfähigen Abschnitten aufbauen. Dabei ist es unwesentlich, ob die interkalaren Wachstumszonen durch Anschwellung als Knoten hervortreten, welcher Prozeß erfahrungsgemäß oft erst in einem Alter einzutreten pflegt, wo bereits jede Fähigkeit zu Streckungswachstum erloschen ist (zB. *Galium*), ebenso ob die tropistische Bewegung durch den Stengelteil selbst oder durch aktiv tätige Blattscheiden ausgeführt wird. Verschiedene derartige Modalitäten hat Barth in seiner zitierten Arbeit beschrieben, auf welche hier verwiesen sei. Auch über das Wachstum auf Ober- und Unterseite sich krümmender Gelenke hat Barth[1]) an einer Anzahl Knotenpflanzen mikrometrische Messungen angestellt, die zu Schlüssen führten, die meinen eigenen Resultaten in wesentlichen Punkten widersprechen. Er maß mit Tusche markierte Zonen vor und nach der Krümmung und konstatierte dabei eine starke Verlängerung der X-Seite; auch die V-Seite zeigte in seinen Tabellen einen oft großen absoluten Zuwachs. Bei allen von mir studierten Objekten liegen die Verhältnisse sicher anders, doch kann ich, da eine genauere Beschreibung der Barthschen Versuchsanstellung fehlt, nicht mit Sicherheit angeben, worauf die Abweichungen zurückzuführen sind. Häufig mag sich der abgelesene Gesamtzuwachs aus dem Zuwachs während der Krümmung und ferner aus der weiteren Verlängerung zusammensetzen, welche die Pflanzen nach wieder erreichter Ruhelage oder während der nach Überschreitung derselben einsetzenden Rückkrümmung erzielten. Nähere Zeitangaben, woraus vielleicht Schlüsse zu ziehen wären, fehlen ganz.

---

1) R. Barth, 1894, a. a. O.

Schon vor dem Erscheinen der Barthschen Arbeit hat Briquet[1]) ein Kapitel seiner „Monographie du genre Galeopsis“ den Gelenkkrümmungen von *G. Tetrahit* gewidmet. Seine theoretischen Betrachtungen, die für die damalige Zeit wenig neues brachten, behandeln fast nur die innere Krümmungsmechanik, kommen also für diese Arbeit nicht in Betracht; doch berichten auch einige Tabellen über die Wachstumsverteilung im Gelenk während der tropistischen Krümmung. Im Tableau II sind sechs Versuche zusammengestellt, deren Resultat so zusammengefaßt wird[2]): „L'accroissement s'opère presque exclusivement sur le côté qui devient convexe; le côté concave reste ordinairement passif, il s'allonge parfois un peu, mais ne se raccourcit jamais.“ Auch im Tableau V[3]) finden sich zahlreiche Messungen, die immer dasselbe Resultat ergeben. Briquets ganz primitive Methodik ist aber zu einer sicheren Entscheidung dieser Frage völlig unzureichend. In den Versuchen des Tableau II wurden auf Ober- und Unterseite des Gelenks Tuschestriche im Abstand 5 (Millimeter?) aus freier Hand gezogen. Nach der Krümmung war die Länge der Zonen auf der V-Seite unverändert, in einem Falle wird 5,5 angegeben. Notizen über die Versuchsbedingungen fehlen meist ganz, ebenso genauere Zeitangaben. Da *Galeopsis Tetrahit* in der Umgebung Leipzigs zahlreich zu finden ist, war ich in der Lage, an einigen Versuchen Briquets Ergebnisse zu prüfen.

Hauptsächlich habe ich mit verschiedenen Spezies der Gattung *Tradescantia* gearbeitet. Außer dem bereits erwähnten *Galeopsis Tetrahit* verwandte ich noch *Galium rubioides* und eine als *Dianthus bannaticus* im botanischen Garten kultivierte Nelke, deren Identität mit dem Barthschen *D. bannaticus* allerdings zweifelhaft ist[4]).

Methodik.

Aus der bekannten und später nochmals kurz zu beschreibenden normalen Wachstumsverteilung bei den Gelenksprossen ergibt sich, daß die statistische Methode hier verlassen und am gleichen Objekt das normale Wachstum mit dem bei geotropischer Reizung ver-

---

1) J. Briquet, 1893, a. a. O., p. 73.

2) a. a. O., p. 75.

3) a. a. O., p. 91.

4) Der betr. Stock starb damals aus und die Spezies wurde neu beschafft (vgl. Barth, a. a. O., p. 29).

glichen werden konnte; natürlich mit gewissen Beschränkungen. Das Prinzip aller folgenden Messungen bestand also darin, daß das Wachstum markierter Zonen zunächst in der Normalstellung gemessen, darauf der Sproß in die horizontale Reizlage resp. auf den Klinostaten gebracht und nach entsprechender Zeit wiederum der Zuwachs gemessen wurde. Kennt man den Verlauf der großen Wachstumsperiode bei der betreffenden Spezies genau genug, um in einem konkreten Fall mit Sicherheit zu wissen, daß die markierte Zone den Hauptgipfel bereits überschritten hat, so genügt, wenn hinreichende Zeit zur Akkommodation an die veränderten Bedingungen (Temperatur usw.) verstrichen ist, eine einmalige Messung des Zuwachses in der Normallage. In zweifelhaften Fällen ist es aber nötig, sich stets zunächst darüber klar zu werden, ob nicht die normale Wachstumsgeschwindigkeit noch im Zunehmen begriffen ist, worauf dann mit dem Umlegen in die horizontale Reizlage so lange zu warten wäre, bis die Geschwindigkeit des Wachstums eben abzunehmen beginnt. Da die geotropische Gelenkkrümmung, wie gleich ausführlich gezeigt werden wird, fast durchweg unter starker Beschleunigung des Mittelwachstums erfolgt, kommt es nicht darauf an, daß bei der sukzessiven Messung am gleichen Objekt natürlich etwas verschiedene Altersstadien miteinander verglichen werden, und dementsprechend die Maßzahlen für die Wachstumsgeschwindigkeit in der Ruhelage im Vergleich zur geotropischen Krümmung etwas zu hoch ausfallen dürften, welcher Umstand, falls Verzögerung des Mittelwachstums mit der Krümmung verbunden wäre, die Deutung der Resultate sehr komplizieren würde. Tatsächlich nimmt bei den meisten untersuchten Arten das Wachstum langsam genug ab, daß der Prozentwert der Beschleunigung nicht wesentlich zu niedrig angesetzt erscheinen kann. Aus analogen Gründen empfiehlt es sich, die zu markierenden Zonen nicht zu groß zu wählen. Würde sonst im Verlauf des Versuches, besonders bei sehr schmaler interkalarer Wachstumszone, im oberen Teil der markierten Strecke das Wachstum erlöschen, so könnten wieder die Zahlen für die Beschleunigung der Mittelzone in der Reizlage um ein geringes zu niedrig ausfallen. Auch läßt sich so, ohne merklichen Fehler, die Sehne mit dem Bogen verwechseln, auch wenn infolge des schnellen Wachstums auf der X-Seite die Marken dort stärker auseinander rücken, da der kleine Fehler die wirklichen Beschleunigungswerte nur etwas herabdrücken kann. Keinesfalls können also die wirklichen Ausschläge kleiner ausgefallen sein, als

die mit dieser Methode gewonnenen Resultate ergaben, die Tabellen enthalten also stets minimale Durchschnittswerte der Wachstumsbeschleunigung. Des näheren wurde so verfahren, daß frisch geschnittene Sprosse sogleich, wenn nötig, operiert (zB. Entfernung der Blattscheiden von *Tradescantia* und *Dianthus*) und markiert wurden. Letzteres geschah auf die bekannte Weise durch Auftragen feiner Tuschepunkte mit einem zugespitzten Holzstäbchen. Es ist von Wichtigkeit, auf beiden Flanken in möglichst gleicher Höhe zu markieren, was sich unter Verwendung verschiedener Hilfsmittel genau genug erreichen läßt. Waren Blattscheiden weg zu präparieren, so mußte sorgfältig jede Verletzung der Wachstumszone vermieden werden. Bei *Tradescantia fluminensis* gelingt es meist nach Ausführung eines Längsschnitts die Scheide ohne weitere Verletzung des Blattes nach unten umzuschlagen (so in allen Versuchen mit dieser Pflanze, wo in den Tabellen nichts anderes speziell angegeben ist). Ist die meristematische Zone ohne stützende Scheide nicht imstande, das statische Moment des darüber stehenden Sproßgipfels zu tragen, so muß dieser abgeschnitten werden. Dabei wurde zur Vermeidung korrelativer Hemmungen der erste darüberstehende Knoten stets erhalten, und der Sproß in der Mitte des folgenden Internodiums abgeschnitten. Einzelheiten sind bei den betreffenden Tabellen erwähnt. Die Sprosse wurden in feuchtem Sand in Glasfläschchen oder (besser) in poröse Tonzellen gesteckt und kamen dann auf mit Wasser bedeckte Porzellanteller unter sehr geräumige Glocken zu stehen, die ganz wie die nur in den Dimensionen verschiedenen Keimwurzelglocken ausgestattet waren, und durch darüber gestülpte Zylinder aus Karton verdunkelt wurden. Alle Versuche wurden im Wärmezimmer bei der konstanten Temperatur von 26,2° C. ausgeführt. Nur für die Dauer der Messung wurden die Sprosse einzeln auf einen zitterfrei (im Wärmezimmer) aufgestellten Meßtisch gebracht und mit dem Horizontalmikroskop gemessen. Zur Beleuchtung genügte meist das diffuse Tageslicht und ein aufgespannter Bogen weißen Kartons als Hintergrund. Mußte ich ausnahmsweise abends messen, so verwendete ich eine in einem Meter Entfernung von dem zu messenden Objekt aufgehängte elektrische Glühlampe, die mittels des am Meßtisch befestigten Schalthebels nur für den Augenblick der Ablesung eingeschaltet wurde. Von der Überbringung ins Wärmezimmer bis zur ersten Messung blieb der Sproß einige Stunden bis einen Tag zur Akkommodation unberührt stehen. Pathologische Erscheinungen

traten, wenn die Glocken täglich gut gelüftet wurden, erst nach einer Reihe von Tagen, oft erst nach ein bis zwei Wochen auf. Für die Klinostatenversuche wurden die Fläschchen (Tonzellen) mit den Sprossen direkt auf der Achse befestigt und der ganz mit Papier ausgeschlagene, mit Wasser beschickte und verdunkelte Zylinder darüber geschoben. Um größere Objekte (*Hippuris*-Sprosse) bequem rotieren zu lassen und beobachten zu können, wurde aus Glas und Eisen ein Haus in folgenden Dimensionen gebaut: Grundriß: 63 zu 48 cm, Höhe der Längswände: 46 cm, Höhe des Dachfirsts in der Mitte der Seitenwände: 52 cm. Das Dach fällt also beiderseits nach den Längswänden hin ab. Vorn ist eine geräumige und gut schließende Tür angebracht, die rechte Schmalwand ist durch einen vertikalen Zinkblechstreifen in zwei symmetrische Hälften geteilt. Auf halber Höhe des Streifens führt ein aufgelöteter Blechtubulus ins Innere (Durchmesser 4 cm). Durch denselben wird die Achse nach innen geleitet und ruht dicht vor der Rückwand auf einer entsprechenden Widerlage. Die Öffnung des Tubulus wird während des Versuchs mittels durchbohrten Korks verkleinert. Das Haus hat keinen Boden, sondern steht in einem mit Blech ausgeschlagenen Holzkasten, der so hoch mit Wasser gefüllt wird, daß das Papier, womit alle Innenwände überzogen werden, ringsum eintaucht. Zentriert wird außerhalb des Kastens. Soll im Dunklen gearbeitet werden, so kann ein Kartonkasten entsprechender Dimensionen über Haus und Holzkasten gestülpt werden, dessen eine Schmalseite mit einem Schlitz versehen ist, um die Achse durchzulassen. Schiebt man auf dieselbe zwei größere Korkplatten, die mit einander entsprechenden Löchern oder Ausbuchtungen versehen sind, so kann man eine Anzahl größerer Objekte in Reagenzröhren (mit Watteverschluß) oder Tonzellen einschieben und rotieren lassen. Die Dampfsättigung läßt sich in diesem Wasserhaus so vollkommen gestalten, daß die Pflanzen nicht merklich transpirieren.

Versuche mit *Hippuris vulgaris*.

Die Sprosse dieser Pflanze sind bekanntlich in ihrer Jugend diageotropisch und setzen so mit ihren ältesten Teilen das sympodiale Rhizom zusammen. Mit oder kurz nach der Anlage der betreffenden Seitenknospe, welche zunächst das Rhizom weiter fortzusetzen bestimmt ist, erfährt der Hauptsproß eine autonome Umstimmung und zeigt nunmehr parellotropes und allseits gleiches

Reaktionsvermögen. Der Heliotropismus tritt in Konkurrenz mit dem Geotropismus stark zurück, sodaß selbst bei längerer einseitiger Beleuchtung im heliotropischen Kasten nur schwache Krümmungen zur Seite erfolgen, die sogar manchmal trotz unveränderter Beleuchtung in der hauptsächlich wachstumsfähigen Zone wieder geotropisch ausgeglichen werden. Aus verschiedenen Gründen ist diese Pflanze zu genaueren Wachstumsmessungen wenig geeignet und ich habe sie nur der vorliegenden Versuche Nolls wegen mit zu meinen Untersuchungen herangezogen. Einmal lassen die abnorm großen individuellen Verschiedenheiten der Wachstumsgeschwindigkeit eine statistische Methode ziemlich ausgeschlossen erscheinen. Dann ist auch die Wachstumsverteilung auf die einzelnen Internodien eine sehr unregelmäßige. Häufig erlischt das Wachstum auf der ganzen Länge eines Internodiums gleichzeitig, manchmal in der mittleren Partie zuerst. Bei einigen besonders daraufhin untersuchten Objekten fand ich das Wachstum im 7. bis 9. entwickelten Internodium[1]) im Erlöschen begriffen. Dies ist aber wohl sicher keine allgemeine Regel. Später wird auf Fälle hinzuweisen sein, die für die Möglichkeit der Wiederaktivierung ausgewachsener Partien sprechen. Häufig beschleunigte das erste entwickelte Internodium während des Versuchs sein Wachstum nicht mehr, doch war dies Verhalten nicht ausnahmslos. Selten waren auch geringe sekundäre Maxima zu konstatieren. Ob diese Verhältnisse auch bei der intakten Pflanze im Freien dieselben sind, vermag ich nicht zu sagen; manches scheint darauf hinzuweisen, daß die *Hippuris*-Sprosse schlechter als andere meine Versuchsbedingungen ertrugen. Entsprechend dem früher Gesagten mußten hier stets markierte Zonen so lange in der Normalstellung gemessen werden, bis die Wachstumsschnelligkeit abzunehmen begann. Nach meinen Erfahrungen halte ich es hier nicht für möglich, sichere Ergebnisse durch vergleichende Messungen des Gesamtwachstums zu erhalten. Bei meinen Versuchen ist natürlich jeder nachgewiesene Fall von Beschleunigung der Mittelzone prinzipiell entscheidend, während aus negativen Resultaten wieder wenig zu entnehmen ist. Ein vollständiges Bild der Wachstumsverteilung während der Krümmung können und sollen meine Versuche nicht geben; es war mir nur darum zu tun, die prinzipielle Frage nach dem Verhalten der Mittelzone zu entscheiden. Schon früher wurde angedeutet, daß

1) Vgl. p. 414.

gerade die Region stärksten Wachstums und damit stärkster Krümmung der Untersuchung wegen der versteckten Lage und des nicht zu eliminierenden Einflusses der großen Periode schwer zugänglich ist. Sonst war die Versuchsanstellung ganz dieselbe wie die, welche bereits für die Gelenksproßversuche beschrieben wurde. Aus diesem Grund ist es geboten, das Kapitel über *Hippuris* hier einzuschalten. Nachzutragen ist noch, daß um die Tuschemarken besser anbringen zu können, gewöhnlich ein bis zwei Blätter des Quirls am betreffenden Internodium auf jeder markierten Flanke (eventuell samt der Blüte) entfernt wurden.

a) Wachstum bei einseitiger Reizung.

Die folgenden Tabellen (dieses Hauptabschnittes) bedürfen nur weniger erklärender Bemerkungen. Für die Mittelzone steht stets unter dem absoluten, in Teilstrichen der Okularskala (ein Teilstrich = 0,017 = $^1/_{60}$ mm) angegebenen Zuwachs eine Umrechnung desselben in Prozente der jeweiligen Länge zu Beginn des betreffenden Zeitabschnittes auf zehn Stunden als Einheit bezogen. Direkt abgelesen wurden nur die Zuwachswerte für X- und V-Seite, auch wo diese in den Tabellen nicht verzeichnet sind. Die Länge der Mittelzone berechnet sich als das arithmetische Mittel aus den Ablesungen auf der X- und V-Seite. Der einer Zeitangabe beigefügte Stern bedeutet, daß am Schluß des betreffenden Abschnitts das Objekt durch Umlegen dem einseitigen geotropischen Reiz ausgesetzt wurde. Wo nichts spezielles angegeben ist, erfolgte die Krümmung stets normal und nach der gewöhnlichen individuell nicht sehr abweichenden Reaktionszeit.

Tabelle 3. *Hippuris vulgaris.*

3 Zonen, das ganze 1. entwickelte Internodium eines jungen Sprosses deckend. 4 Blätter des Quirls entfernt. Akkommodiert während 1 Nacht.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs					
		9 h 16 m	17 h 27 m	6 h 28 m	17 h 5 m *	6 h 7 m	44 h 25 m
Mittelzone (Teilstriche)	129,75	2,0	16,75	4,0	3,5	2,0	3,0
Mittelzone (% für 10 h)	—	1,7	7,3	4,2	1,3	1,9	0,4
V-Seite (Teilstriche) .	134,5	2	15,5	5,5	2	1,5	—2
X-Seite (Teilstriche) .	125	2	18	2,5	5	2,5	8

Tabelle 4. *Hippuris vulgaris.*

2 anschließende Zonen, über $^2/_3$ des 1. entwickelten Internodiums deckend. 4 Blätter des Quirls entfernt. Akkommodiert während 1 Nacht.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs					
		9 h 21 m	17 h 33 m	6 h 33 m	16 h 53 m	6 h 52 m *	44 h 25 m
Mittelzone (Teilstriche)	95,5	1,25	13,75	5,5	18,0	3,0	8
Mittelzone (% für 10 h)	—	1,4	8,1	7,6	9,2	3,2	1,3

Tabelle 5. *Hippuris vulgaris.*

1 Zone am Grunde des 1. entwickelten Internodiums. 4 Quirlblätter fehlen. Akkommodiert während 1 Nacht.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		9 h 18 m	23 h 50 m *	17 h 32 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	57,0	1,75	2,0	(—0,25)
Mittelzone (% für 10 h) .	—	3,3	1,4	(—0,2)

Tabelle 6. *Hippuris vulgaris.*

2 anschließende Zonen, am Grunde des 1. entwickelten Internodiums. Einige Quirlblätter fehlen.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		15 h 15 m *	27 h 15 m
Mittelzone (Teilstriche)	76,0	10,5	5,75
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	8,9	2,4
V-Seite (Teilstriche)	79	11,5	—3
X-Seite (Teilstriche)	73	9,5	14,5

Tabelle 7. *Hippuris vulgaris.*

2 anschließende Zonen, am Grunde des 2. entwickelten Internodiums. Einige Quirlblätter fehlen.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs				
		5 h 2 m	2 h 31 m	22 h 10 m *	3 h 0 m	16 h 53 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	88,25	2,0	1,75	2,0	1,75	3,75
Mittelzone (% für 10 h) .	—	4,5	7,7	1,0	4,5	2,3

Tabelle 8. *Hippuris vulgaris.*

1 Zone am Grunde des 5. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs			
		2 h 36 m	16 h 45 m	8 h 1 m*	16 h 14 m
Mittelzone (Teilstriche)	43,75	1,25	4,0	1,0	1,75
Mittelzone (% für 10 h) . . .		11,0	5,3	2,5	2,3

Tabelle 9. *Hippuris vulgaris.*

1 Zone am Grunde des 7. entwickelten Internodiums. Akkommodiert während 1 Tags.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		7 h 20 m	16 h 15 m*	24 h 28 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	53,5	1,25	2,75	(0,25)
Mittelzone (% für 10 h) .		3,2	3,1	(0,2)

In Tabelle 3 und 7 sind die beiden einzigen Versuche verzeichnet, wo es mir gelang, eine Wachstumsbeschleunigung der Mittelzone im Verlauf der Krümmung zu konstatieren; im ersteren Fall war sie nur sehr gering. In Tabelle 5 war das erste entwickelte Internodium schon gar nicht mehr an der Krümmung beteiligt; das Wachstum desselben erlosch während des Versuchs, ein allerdings ungewöhnlicher Fall, da ein junger Sproß vorlag. In Tabelle 6 ist das gleichaltrige Internodium stark an der Krümmung beteiligt, trotzdem fällt die Wachstumsgeschwindigkeit der Mittelzone beträchtlich ab. Tabelle 4 gibt ein ziemlich vollständiges Bild des mittleren Abschnitts der großen Periode des betreffenden Internodiums, die im 4. Zeitabschnitt den Gipfel erreicht, um dann schnell abzufallen. Beim Umlegen war das markierte (ursprünglich erste) Internodium das dritte entwickelte. Endlich ergibt sich aus Tabelle 8 und 9, wie in älteren Internodien, die trotz der eine Zeitlang andauernden Wachstumsfähigkeit sich nicht an der Aufkrümmung beteiligen, die Kurve ohne merkliche Störung durch den einseitig wirkenden Reiz weiter verläuft.

b) Klinostatenversuche.

Schon im Sommer 1903 war mir bei einigen orientierenden Versuchen, die bei konstanter Temperatur (im Wärmezimmer) ausgeführt wurden, aufgefallen, daß die Sprosse von *Hippuris* bei

langsamer Rotation parallel zur horizontalen Klinostatenachse niemals gerade blieben. Im Sommer 1904 entschloß ich mich dann, die Erscheinung näher zu verfolgen. Die Versuche wurden in dem beschriebenen dampfgesättigten Glaskasten ausgeführt, der in einem Laboratoriumsraum stand, dessen Temperatur zwischen den Extremen 17° und 22° C. schwankte. Zu allen Versuchen wurden vegetative und fertile Luftsprosse verschiedensten Alters verwandt, darunter stets ganz junge, die noch nicht die Wasseroberfläche des Bassins erreicht hatten, in dem sie wuchsen. Es ergab sich das überraschende Resultat, daß die Sprosse auf dem Klinostaten nach etwa sechs Stunden, manchmal schon früher, ausnahmslos scharfe Krümmungen auszuführen begannen, die sich bei fortgesetzter Rotation immer mehr verstärkten. Die Krümmungsebenen erscheinen ganz regellos und ohne Beziehung zu der Klinostatenachse. Sehr junge Sprosse beschränken sich gewöhnlich auf eine scharfe einseitige Krümmung um 180° und darüber, ältere rollen sich oft zu Spiralen von einer bis zwei Windungen ein oder vollführen in verschiedenen Abschnitten des Sprosses verschieden gerichtete Krümmungen. Dieselben haben also keineswegs alle in der Region stärksten Wachstums ihren Ausgangspunkt. Die fortwachsende Spitze zeigt sich vollkommen desorientiert. Man sieht sie zB. in beliebiger Richtung ein Stück gerade fortwachsen, um dann wieder mit anders gerichteten Krümmungen einzusetzen. Die einzelnen Krümmungsebenen werden dabei keineswegs konstant festgehalten. Markiert man sich etwa nach 12 Stunden die V-Seite der entstandenen Krümmungen, so findet man nach Ablauf einiger Zeit die Krümmungsebenen oft um beliebige Winkel gedreht. Manchmal macht die Bewegung den Eindruck einer regelrechten Zirkumnutation, bis wieder eine ganz regellose Krümmung die scheinbare Regelmäßigkeit stört. Torsionen konnte ich nur ganz ausnahmsweise beobachten. Hat man schon bei der bloßen Betrachtung dieser sonderbaren Erscheinung durchaus den Eindruck, es mit autonomen Bewegungen zu tun zu haben, so folgt dies mit ziemlicher Evidenz aus folgenden Versuchen, deren Resultate die wenigen absehbaren Möglichkeiten aitiogenen Ursprungs ausschließen. Zuvor sei noch bemerkt, daß die Erscheinung im Dunkeln ebenso sicher eintritt, wie im Diffuslicht, vielleicht sogar etwas schneller, entsprechend der gesteigerten Wachstumsgeschwindigkeit.

Versuch 1 sollte über die Möglichkeit einer durch morphologische Beziehungen dem Sproß inhärent induzierten Dorsiventralität

entscheiden. Eine bestimmte Flanke des orthotropen Sprosses ist ja die Fortsetzung der morphologischen Oberseite des Rhizoms, das sehr wohl dorsiventral induziert sein könnte. Ich hob zur Prüfung ganze Rhizome aus und markierte die der Oberseite entsprechende Flanke von sieben Luftsprossen verschiedensten Alters mit Tusche, dann wurden die Sprosse abgeschnitten, in mit Wasser gefüllten Reagenzröhrchen mit Watte befestigt und auf dem Klinostaten montiert.

Versuch 2. Ferner bestand die Möglichkeit, daß eine nach der Richtung der zufälligen Beleuchtung vor Versuchsbeginn labil induzierte Dorsiventralität vorliege. Um dies zu untersuchen, wurden drei Versuche angestellt. Zunächst wurden sechs Sprosse $53^1/_2$ Stunden lang in Vertikalstellung auf einem Klinostaten gedreht. Sie standen im ganz dampfgesättigten Raum in Standgläschen unter feuchter Glocke in diffusem Licht, dann kamen sie möglichst schnell auf den verdunkelten Klinostaten in das Wasserhaus.

Versuch 3. Zwei junge und ebensoviel Sprosse mittleren Alters wurden $18^1/_2$ Stunden lang aufrecht unter dampfgesättigter Glocke in einem heliotropischen Kasten einseitiger Beleuchtung ausgesetzt. Diese lieferte eine Glühlampe, die in 1 m Entfernung von den Sprossen und in gleicher Höhe mit denselben aufgehängt war. Das diffuse Tageslicht wirkte noch verstärkend. Nach Ablauf der Frist wurden die beleuchteten Flanken mit Tusche markiert und die Sprossen auf den Klinostaten ins Dunkle gebracht.

Versuch 4. Derselbe Versuch wurde mit fünf Sprossen (sterilen und fertilen) mit der Variation wiederholt, daß die Glühlampe auf $^1/_2$ m von den Sprossen aufgehängt wurde (wobei die Glocke sich fühlbar einseitig erwärmte); die einseitige Belichtung wurde $5^1/_2$ Stunden fortgesetzt.

In allen vier Versuchen traten bei sämtlichen Sprossen ungefähr nach gleicher Zeit die Bewegungen in normaler Weise ein und verliefen der früheren Beschreibung entsprechend. Eine Beziehung zwischen der Ebene der ersten Einkrümmung und der markierten Flanke war in keinem Fall zu konstatieren.

Es kann nach dem Ausfall dieser Versuche kaum mehr ein Zweifel bestehen, daß autonome Bewegungen vorliegen. Dies ist nur unter der Voraussetzung möglich, daß die autotropischen Gegenreaktionen, durch welche zufällige oder sonstwie bedingte Asymmetrien der Zuwachsbewegung sonst sogleich kompensiert zu

werden pflegen, hier nicht mit der zur Erzielung autoorthotropen Wachstums nötigen Energie zur Auslösung kommen. Mit diesem Rückschluß ist natürlich eine kausale Einsicht nicht gewonnen.

Bei den Klinostatenkrümmungen scheinen auch Internodien, deren Wachstum bereits erloschen war, eine Neuaktivierung desselben zu erfahren. Ich konnte öfters beobachten, daß zuerst die ganze normale Wachstumszone sich nach bestimmter Richtung krümmte, worauf nach längerer Zeit sechs bis acht Internodien tiefer eine neue Einkrümmung nach anderer Richtung entstand. Ganz analog verhielt sich ein Sproß, den ich mit der Basis in eine Glasröhre steckte und invers vertikal unter den Hahn der Wasserleitung brachte, sodaß das oben immer wieder zufließende Wasser die durch ungenügenden Schluß der Glasröhre entstehenden Verluste ersetzte. In scharfer Krümmung um 180° richtete sich zuerst in der wachsenden Zone der Sproßgipfel auf. Nach vollendeter Reaktion und Ablauf einiger weiterer Stunden begann zirka sechs Internodien weiter basalwärts eine neue Krümmung, diesmal in einer um 90° gegen die erste gedrehten Ebene. Sie erreichte nicht ganz 90°, veranlaßte aber natürlich die normal wachsende Region zu einer abermaligen Reaktion, sodaß schließlich eine komplizierte Sproßform resultierte. Genaue Messungen habe ich nicht angestellt; doch würde eine exakte Entscheidung auf keine Schwierigkeiten stoßen. Verhinderung der Krümmung in der normalen Wachstumszone, etwa durch Einführung derselben in ein horizontales Glasrohr, würde vielleicht nach Analogie der Nollschen Versuche mit Blütenständen von Umbelliferen den Eintritt solcher sekundärer Krümmungen begünstigen.

III. Versuche mit Gelenksprossen.

Zur Untersuchung gelangten von den Commelinaceen: *Tradescantia fluminensis*, *T. zebrina* und *T. virginica*, von dikotylen Gelenksprossen *Galium rubioides*, *Galeopsis Tetrahit* und *Dianthus bannaticus*. Sie sind alle geotropisch allseits gleich reaktionsfähig. Ob, wie Miehe[1]) meint, den *Tradescantia*-Sprossen aber jede

1) H. Miehe, „Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen". Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, 1902, p. 7 d. Sep.-Abdr.

physiologische Dorsiventralität abgeht, möchte ich noch dahin gestellt sein lassen. Eine später mitzuteilende Beobachtung läßt mich daran zweifeln. Die Sprosse von *T. virginica* sind bekanntlich aufrecht und orthotrop, während die wachsenden Internodien der hängenden Arten meist schief aufgerichtet erscheinen; trotzdem habe ich nur ganz ausnahmsweise bei vertikaler Aufstellung im Dunkeln eine Rückkrümmung in die geneigte Lage beobachten können. Ich arbeitete zumeist mit kräftigen jungen Stecklingen, die noch gerade aufgerichtet waren und sich streng parallelotrop verhielten. Meist zeigt sich in jedem einzelnen der jüngsten Internodien von *T. fluminensis* eine Krümmung, mit der Konvexität nach der Dorsalseite. Ihre Provenienz ist unbekannt, hängt aber wahrscheinlich mit Lichteinflüssen zusammen. Stellt man derartige Sproßgipfel vertikal verdunkelt auf, so gleicht sich häufig in jedem Internodium die Krümmung durch anfänglich stärkeres Wachstum der Bauchseite aus. Als erstes entwickeltes soll wiederum das oberste Internodium bezeichnet werden, wo ein Teil des Stengels über der Blattscheide sichtbar wird. Bei allen untersuchten Pflanzen — das teilweise abweichende Verhalten von *Dianthus* soll später berücksichtigt werden — scheint für jedes Internodium der Hauptgipfel der großen Periode sehr schnell erreicht zu werden (konstante Außenbedingungen vorausgesetzt). Zwar ist besonders bei *T. fluminensis* das ganze erste entwickelte Internodium wachstumstätig, doch war nur sehr selten eine weitere Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit während des Versuchs zu konstatieren. Auch wo es nicht besonders angegeben wird, war, wenn nur einmal in der Normallage gemessen wurde, anzunehmen, daß keine Beschleunigung mehr eingetreten wäre. Mit zunehmendem Alter beschränkt sich dann das Wachstum auf eine immer schmäler werdende Zone an der Internodialbasis, bis es endlich auch hier abklingt. Die Versuche Miehes[1]) zeigen, daß bei *T. fluminensis* das normal erloschene Wachstum durch den einseitigen Schwerkraftreiz wieder erweckt werden kann. Ich habe keine diesbezüglichen Beobachtungen gemacht, da ich nur an jüngeren Knoten Messungen angestellt habe. Die merkwürdigen Verkürzungen, die Miehe sah, sind mir niemals vorgekommen. Die Zahl der in ihrer ganzen Länge wachstumstätigen Internodien ist individuell verschieden. So zeigen Tabelle 14 und 15 für *Galium rubioides*

1) H. Miehe, a. a. O., p. 6.

ausgesprochen lokalisierte Krümmungen, während nach Barth[1]) die Krümmungen im dritten Internodium noch in dessen ganzer Ausdehnung ausgeführt werden müßten. Bei *Galeopsis Tetrahit* erfolgen, wie Kohl[2]) richtig angibt, die Krümmungen am oberen Halse der von den Nodien durch eine Einschnürung getrennten flaschenförmigen Anschwellungen der Internodien, was aus Briquets Beschreibung nicht genügend klar hervorgeht. Wie das Wachstum auf den unteren Teilen der Anschwellungen, sowie auf dem übrigen Internodium verteilt ist, habe ich nicht untersucht, mich vielmehr darauf beschränkt, die hauptsächlich krümmungsfähige Region zu messen.

a) Einseitige Schwerkraftreizung durch Horizontallegen.

A) Commelinaceen.

Tabelle 10. *Tradescantia fluminensis.*

1 Zone am Grunde des 1. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		2 h 11 m	6 h 3 m *	16 h 5 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	47,25	0,5	1,0	9,25
Mittelzone (% für 10 h) .	—	4,9	3,5	11,5
V-Seite (Teilstriche) . . .	45	1	1	4
X-Seite (Teilstriche) . . .	49,5	0	1	14,5

Tabelle 11. *Tradescantia fluminensis.*

1 Zone am Grunde des 1. entwickelten (sehr jungen) Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		22 h 18 m *	1 h 38 m	5 h 19 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	46,25	16,5	1,5	6,75
Mittelzone (% für 10 h) .	—	16,0	14,7	19,7

1) R. Barth, a. a. O., p. 10.

2) F. G. Kohl, 1900, a. a. O., p. 28.

Tabelle 12. *Tradescantia fluminensis.*

1 Zone am Grunde des 2. entwickelten Internodiums. Blatt und Scheide fehlen ganz. Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine zweite nach oben anschließende markierte Zone.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		6 h 0 m *	15 h 55 m
Mittelzone (Teilstriche) . . .	41,5 (48,5)	1,75 (0,5)	8,5 (0)
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	7,0 (1,7)	12,3 (0)
V-Seite (Teilstriche)	41 (47)	2 (0)	—1 (—0,5)
X-Seite (Teilstriche)	42 (50)	1,5 (1)	18 (0,5)

Tabelle 13. *Tradescantia zebrina.*

1 Zone am Grunde des 1. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		16 h 38 m *	8 h 1 m	15 h 48 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	58,0	2,5	8,5	8,0
Mittelzone (% für 10 h) .	—	2,6	17,2	8,3

Tabelle 14. *Tradescantia zebrina.*

4 Zonen, fast das ganze 2. entwickelte Internodium deckend. Gesamtzuwachse der beiden unteren Zonen. Beide oberen Zonen wuchsen in der Horizontallage auf der X-Seite mit unveränderter Geschwindigkeit fort, während die V-Seite keinen Zuwachs zeigte.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		6 h 54 m *	15 h 57 m	7 h 30 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	131,5	2,25	3,75	3,75
Mittelzone (% für 10 h) .	—	2,5	1,8	5,5
V-Seite (Teilstriche) . . .	126,5	3	0,5	1
X-Seite (Teilstriche) . . .	136,5	1,5	7	6,5

Tabelle 15. *Tradescantia virginica.*

1 Zone am Grund des 2. entwickelten Internodiums. Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine zweite, nach oben anschließende Zone.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		6 h 57 m *	16 h 6 m	23 h 54 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	41,5 (51,0)	1,75 (0,5)	13,5 (0,25)	7,25 (0,25)
Mittelzone (°/₀ für 10 h) .	—	6,1	19,4	5,4
V-Seite (Teilstriche) . . .	41	3	— 3	— 2
X-Seite (Teilstriche) . . .	42	0,5	30	16,5

Tabelle 16. *Tradescantia virginica.*

2 anschließende Zonen am Grunde des 2. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs			
		20 h 5 m	6 h 56 m	19 h 49 m *	24 h
Mittelzone (Teilstriche)	92,5	18,75	0,5	0,75	12,5
Mittelzone (°/₀ für 10 h)	—	10,1	0,7	0,3	4,6
V-Seite (Teilstriche) .	93	18,5	0,5	0,5	— 4
X-Seite (Teilstriche) .	92	19	0,5	1	29

Tabelle 17. *Tradescantia virginica.*

1 Zone am Grunde des 2. entwickelten Internodiums. Darüberstehender Sproß erhalten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		6 h 4 m *	1 h 32 m	15 h 42 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	32,25	1,75	0,75	13,25
Mittelzone (°/₀ für 10 h) .	—	8,9	14,4	24,3
V-Seite (Teilstriche) . . .	35	1	— 0,5	5
X-Seite (Teilstriche) . . .	29,5	2,5	2	21,5

Tabelle 18. *Tradescantia virginica.*

1 Zone am Grund des 2. entwickelten Internodiums. Sproß in der Mitte des 1. Internodiums abgeschnitten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		6 h 20 m *	1 h 30 m	15 h 35 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	38,25	1,75	1,25	8,75
Mittelzone (°/₀ für 10 h) .	—	7,2	20,8	13,6

Übereinstimmend geht aus den Tabellen hervor, daß sowohl die aufrechte, wie die beiden hängenden Arten der Gattung *Tradescantia* die geotropische Krümmung unter starker Beschleunigung der Wachstumsgeschwindigkeit der Mittelzone ausführen. Diese ist für die verschieden alten Knoten und für die einzelnen Spezies nicht allzu verschieden. Im konkreten Fall der Tabelle 16 wurde bei *T. virginica* das Mittelwachstum mindestens 8fach beschleunigt. Vom zweiten entwickelten Nodium ab wird regelmäßig die V-Seite komprimiert. Überhaupt scheint in älteren Knoten ein steilerer Geschwindigkeitsabfall von der X- nach der V-Seite erreicht zu werden. Die Beschleunigung der V-Seite in Tabelle 10 ist aber sicher darauf zurückzuführen, daß in den 16 Stunden der Knoten nicht nur Zeit hatte, sich ganz aufzurichten, sondern auch in der Normallage eine Zeitlang fortzuwachsen, eventuell sogar eine Rückkrümmung zu beginnen, falls die Vertikallinie überschritten war. Die eingeklammerten Zahlen der Tabellen 12 und 15 zeigen deutlich, daß die obersten Partien der interkalaren Wachstumszone durch die Reizung nicht merklich alteriert werden. In Tabelle 12 wurde die ganze Beschleunigung der X-Seite in einer ursprünglich kaum über $^2/_3$ mm langen Zone ausgeführt, während gleichzeitig in den nach oben anschließenden $^2/_3$ mm die Periode normal ablief.

B) Dikotyle Gelenkpflanzen.

Tabelle 19. *Galium rubioides.*

1 Zone an der Basis des drittjüngsten Internodiums. Alle Quirlblätter entfernt. Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine 2. Zone, etwa in der Mitte des Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		5 h 52 m *	16 h 54 m
Mittelzone (Teilstriche)	37,25	0,5	6,75
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	2,3	10,6
V-Seite (Teilstriche)	36,5 (44)	0,5 (0)	— 1 (0)
X-Seite (Teilstriche)	38 (46)	0,5 (0)	14,5 (0)

Tabelle 20. *Galium rubioides.*

1 Zone am Grund des drittjüngsten Internodiums. 2 Quirlblätter entfernt. Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine 2. Zone etwa in der Mitte des 3. Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		4 h 52 m	17 h 5 m *	7 h 30 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	45,75	0,75	0,5	2,5
Mittelzone (% für 10 h) .	—	3,4	0,6	7,1
V-Seite (Teilstriche) . . .	44,5 (51)	0,5 (0,5)	0,5 (0)	—1 (0)
X-Seite (Teilstriche) . . .	47 (53)	1 (1)	0,5 (0)	6 (0)

Tabelle 21. *Galium rubioides.*

1 Zone am Grunde des viertjüngsten Internodiums eines jungen Sprosses. 2 Quirlblätter entfernt. Sproß in der Mitte des 3. Internodiums abgeschnitten. Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine nach oben anschließende Zone.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		6 h 11 m *	16 h 50 m
Mittelzone (Teilstriche)	38,25	0,25	12,0
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	1,1	18,5
V-Seite (Teilstriche)	38 (36,5)	0,5 (0)	—2,5 (0)
X-Seite (Teilstriche)	38,5 (40)	0 (0)	26,5 (0)

Tabelle 22. *Galeopsis Tetrahit.*

2 anschließende Zonen auf dem obersten Teil eines mittleren Bewegungsgelenks. Sproß über dem nächst höheren Internodium abgeschnitten. Alle Blätter und Seitensprosse entfernt.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs			
		4 h 75 m	18 h 77 m *	5 h 10 m	14 h 41 m
Mittelzone (Teilstriche)	166,25	1,75	3,25	6,75	1,5
Mittelzone (% für 10 h)	--	2,2	1,0	7,6	0,6
V-Seite (Teilstriche) .	165	2,5	3	—2	0
X-Seite (Teilstriche) .	167,5	1	3,5	15,5	3

Tabelle 23. *Galeopsis Tetrahit.*

2 anschließende Zonen auf dem obersten Teil des Bewegungsgelenks eines älteren Internodiums, sonst wie Tabelle 22.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs			
		4 h 47 m	18 h 56 m *	5 h 11 m	14 h 40 m
Mittelzone (Teilstriche)	117,75	1,5	5,5	1,5	1,75
Mittelzone (% für 10 h)	—	2,7	2,4	2,3	0,9
V-Seite (Teilstriche) .	119	0,5	6,5	—0,5	—0,5
X-Seite (Teilstriche) .	116,5	2,5	4,5	3,5	4

Tabelle 24. *Dianthus bannaticus.*

1 Zone am Grunde des jüngsten Internodiums eines Blütenschaftes. Die Blüten sind ausgeschnitten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		22 h 11 m *	24 h	48 h
Mittelzone (Teilstriche) . .	36,25	7,5	8,5	9,5
Mittelzone (% für 10 h) .	—	9,3	8,1	3,8
V-Seite (Teilstriche) . . .	35,5	7,5	—1,5	—2,5
X-Seite (Teilstriche) . . .	37	7,5	18,5	21,5

Tabelle 25. *Dianthus bannaticus.*

2 anschließende Zonen am Grunde des drittjüngsten Internodiums. Sproß am Gipfel des 2. Internodiums abgeschnitten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		17 h 19 m	27 h 57 m *	25 h 28 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	96,75	16,5	3,25	13,75
Mittelzone (% für 10 h) .	—	9,9	1,0	4,6
V-Seite (Teilstriche) . . .	79,5	11,5	3	4
X-Seite (Teilstriche) . . .	114	21,5	3,5	23,5

Tabelle 26. *Dianthus bannaticus.*

1 Zone am Grunde des drittjüngsten Internodiums eines Blütenschaftes. Sproß in der Mitte des 2. Internodiums abgeschnitten. Eine 2. nach oben anschließende markierte Zone zeigte während des ganzen Versuchs keinen Zuwachs.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		22 h 43 m *	24 h 32 m
Mittelzone (Teilstriche)	35,0	5,25	11,75
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	6,7	12,0
V-Seite (Teilstriche)	33,5	4	—1
X-Seite (Teilstriche)	36,5	6,5	24,5

Tabelle 27. *Dianthus bannaticus.*

1 Zone am Grunde des zweitjüngsten Internodiums eines Blütensprosses mittleren Alters. Sproß unter der Knospe abgeschnitten. Im Verlauf des 2. und 3. Zeitabschnittes: geringe Krümmung seitwärts, die zum Ende des 4. ziemlich ausgeglichen ist. Am Ende des 5. Abschnittes ist die geotropische Aufrichtung noch gering, bei Abbruch des Versuchs beträchtlich.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs					
		17 h 15 m	28 h	25 h 42 m	22 h 18 m *	24 h 54 m	18 h 46 m
Mittelzone (Teilstriche)	52,0	4,75	7,25	8,5	6,75	5,5	2,0
Mittelzone (% für 10 h)	—	5,4	4,6	5,2	4,2	2,8	1,3
V-Seite (Teilstriche) .	53	4,5	9	8,5	6,5	2,5	—2
X-Seite (Teilstriche) .	51	5	5,5	8,5	7	8,5	6

Die untersuchten Pflanzen verhalten sich also den Commelinaceen durchaus ähnlich. Die größte Beschleunigung zeigt *Galium rubioides;* die Wachstumsgeschwindigkeit erreicht in Tabelle 21 einen fast 17 mal so großen Wert als in der Normalstellung. Auch *Galeopsis* reagiert nach demselben Schema. Briquets Ansicht, daß sich die V-Seite niemals verkürze, manchmal sogar etwas verlängere, ist also irrig. Der Knoten von Tabelle 23 war allerdings nur mehr wenig reaktionstüchtig, und der Sproß trotz 19stündiger Exposition nur sehr wenig aufgerichtet. In derselben Zeit vollführte der jüngere Knoten von Tabelle 22 eine Krümmung von ca. 40°. Natürlich ist es sehr wohl möglich, daß bei jungen Knoten ganz wie bei *Tradescantia fluminensis* keine Verkürzung der V-Seite auftritt. Eine Hemmung des Wachstums wird sich wohl stets beobachten lassen, wenn man den richtigen Augenblick zur Messung nicht verpaßt. Auch die Knoten, von *Dianthus bannaticus,* welche

von Anfang an reaktionsfähig waren, verhielten sich ganz analog, wie aus den Tabellen 25 und 26 hervorgeht. Die Kompression der V-Flanke, welche Barth[1]) nicht gefunden haben will, ist sogar recht beträchtlich. Ob in Tabelle 24 das Mittelwachstum wirklich nicht beschleunigt, oder die Akzeleration nur durch die große Periode verdeckt wurde, vermag ich nicht zu entscheiden, obwohl ich letzteres für wahrscheinlicher halte. Die andere Möglichkeit ist aber, wie sich gleich zeigen wird, auch sehr wohl denkbar. In den drei Versuchstabellen für *Galium* widerlegen die eingeklammerten Zahlen entscheidend die Ansicht Kohls[2]), daß hier das Wachstum im ganzen Internodium gleichzeitig abklinge, und zeigen, daß auch hier, freilich nur kurze Zeit, die Aktionsfähigkeit auch in der Normallage auf eine schmale Zone lokalisiert ist. Von *Dianthus bannaticus* behauptet Barth[3]), daß die Knoten erst nach dem normalen Erlöschen des Wachstums geotropisch reagieren, von da ist diese Angabe auch in Pfeffers Physiologie[4]) übergegangen. Eine Wiederholung der Barthschen Versuche im Zinkkasten ergab zunächst insofern ein ähnliches Resultat, als die jüngsten Knoten zu einer Zeit, wo ältere schon starke Krümmungen ausgeführt hatten, noch ganz gerade waren. Nach mehreren Tagen richtete sich dann ein Teil von ihnen etwas auf, viele waren noch nach zwei Wochen gerade und zwar gleichmäßig solche mit erhaltener und abpräparierter Blattscheide, denen allen die schweren Blütenknospen ausgeschnitten worden waren. Um die Frage der Wiederaktivierung ausgewachsener Knoten zu entscheiden, verwendete ich sowohl alte, sicher ausgewachsene, als auch Internodien mittleren Alters, die dann bis zum vollständigen Wachstumsstillstand in der Vertikallage verblieben. In keinem einzigen Fall richteten sich diese Knoten nach dem Umlegen auf, wohl aber zeigte sich, besonders bei den jüngeren unter ihnen, die Erscheinung, daß durch den Gravitations-Reiz nunmehr das Dickenwachstum, das erst spät stärker einzusetzen pflegt, so beeinflußt wird, daß auf der Unterseite eine nasenförmige Anschwellung entsteht. Durch dieses Dickenwachstum kann man zuerst verleitet werden, die mikrometrischen Zuwachse auf Rechnung eines neu erwachten Streckungswachstums zu setzen. Es ist wahrscheinlich, daß entgegen den sonstigen Erfahrungen bei *Dianthus bannaticus* das Reaktions-

1) R. Barth, a. a. O., p. 29.
2) F. G. Kohl, 1900, a. a. O., p. 2.
3) R. Barth, a. a. O., p. 28.
4) W. Pfeffer, 1904, a. a. O., p. 651.

vermögen nicht gleichzeitig mit dem abklingenden Streckungswachstum erlischt, sondern daß eine Zeitlang der tropistische Reiz imstande ist, das folgende Dickenwachstum asymmetrisch zu beeinflussen. Von einem gewissen Alter ab tritt nämlich trotz des weiter tätigen Dickenwachstums die geohypotrophische Verteilung nicht mehr ein. Bei anderen Gelenkpflanzen habe ich ähnliche Vorkommnisse nie beobachtet. Um das Verhalten der jungen Knoten zu studieren, die trotz ziemlich lebhaften Wachstums öfters überhaupt keine Krümmung ausführen, habe ich eine Anzahl Versuche mit sehr jungen obersten Internodien von Blütensprossen gemacht, von denen drei mitgeteilt werden sollen. Hier macht sich der Umstand sehr störend bemerkbar, daß, um markieren zu können, die Blattscheide entfernt werden muß. Die Basis des obersten Internodiums ist in der Jugend so zart, daß sie die Last des darüberstehenden Sproßgipfels allein kaum zu tragen vermag, selbst wenn alle Blütenknospen ausgeschnitten werden. Vor allem suchte ich festzustellen, ob in der Horizontallage eine Beschleunigung der Mittelzone auch dann eintritt, wenn keine Krümmung erfolgt, und ob bei ihrem schließlichen Auftreten eine nochmalige Beschleunigung ausgelöst wird oder nicht.

Tabelle 28. *Dianthus bannaticus.*

1 Zone am Grunde des obersten Internodiums eines Blütensprosses. Knospen ausgeschnitten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs					
		2 h 28 m	15 h 55 m	6 h 17 m*	19 h 48 m	20 h 50 m	9 h 21 m
Mittelzone (Teilstriche)	42,75	0,75	5,5	1,0	3,75	3,5	1,25
Mittelzone (% für 10 h)	—	7,1	7,9	3,2	3,8	3,1	2,3
V-Seite (Teilstriche) .	40,5	1,5	5	1	4	1	1
X-Seite (Teilstriche) .	45	—	6	1	3,5	6	1,5

Tabelle 29. *Dianthus bannaticus.*

2 anschließende Zonen am Grunde des obersten Internodiums eines (sehr jungen) Blütensprosses. Blütenknospen ausgeschnitten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs					
		17 h 7 m	27 h 47 m	25 h 54 m*	22 h 6 m	25 h 7 m	18 h 45 m
Mittelzone (Teilstriche)	90,75	5,5	5,0	2,5	1,0	2,0	1,25
Mittelzone (% für 10 h)	—	3,5	1,9	1,0	0,4	0,8	0,6
V-Seite (Teilstriche) .	96,5	6	4,5	2	2,5	2	1,5
X-Seite (Teilstriche) .	85	5	5,5	3	—0,5	2	1

Tabelle 30. *Dianthus bannaticus.*

2 anschließende Zonen am Grunde des 2. Internodiums eines jungen Blütensprosses. Knospen ausgeschnitten. Akkommodiert während 1 Nacht.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs							
		9 h 10 m	15 h 22 m*	8 h 47 m	16 h 15 m	7 h 23 m	20 h 17 m	23 h 55 m	25 h
Mittelzone (Teilstriche) . .	106,25	3,5	1,75	2,75	2,0	2,0	1,5	1,5	2
Mittelzone (% für 10 h) .	—	3,6	1,0	2,8	2,2	4,7	0,6	0,5	1,3
V-Seite (Teilstriche) . . .	103	3,5	1	3	1	2	1	1,5	2
X-Seite (Teilstriche) . . .	109,5	3,5	2,5	2,5	3	2	2	1,5	2

Aus den ersten beiden Tabellen folgt zunächst, daß schon vor dem Umlegen die Wachstumsgeschwindigkeit wenig konstant ist, und oft unregelmäßig steigt und fällt. Ohne Unterstützung sinkt das Internodium im Gelenk mehr oder weniger herab; so erklärt sich die starke Zunahme der Oberseite in Tabelle 29 im Gegensatz zur geringen Kompression der Unterseite. Nach dem Umlegen zeigt sich zwar öfters (Tabelle 28 bis 30) eine geringe Beschleunigung des geradlinigen Zuwachses, dieselbe ist aber wegen des geringen Ausschlages und der sonstigen Unregelmäßigkeiten nicht sicher zu deuten. In Tabelle 27 fällt dagegen die Wachstumsgeschwindigkeit der Mittelzone trotz der Horizontallage konstant ab und wird auch bei der später einsetzenden Krümmung nicht vermehrt. Im allgemeinen habe ich den Eindruck, daß im obersten Knoten des Blütenschaftes der Geotropismus überhaupt schwach und unregelmäßig ausgebildet ist, besonders in der Jugend. Inwieweit die Versuchsbedingungen hemmend einwirkten, konnte ich nicht entscheiden, auch habe ich nicht untersucht, ob mittlere oder untere Knoten des Blütenschaftes sich in ihrer Jugend ähnlich oder anders verhalten wie die obersten.

b) Diffuse Schwerkraftreizung auf dem Klinostaten.

Die Wirkung der langsamen Rotation parallel zur Horizontalachse des Klinostaten untersuchte ich nur bei *Tradescantia fluminensis*, *T. virginica* und *Galium rubioides*. Bei beiden letzterwähnten Arten wurde eine willkürliche, bei *Tradescantia fluminensis* die morphologische Ober- und Unterseite markiert. Die Tabellen sind ganz wie die früheren eingerichtet. Ein Kreuz bedeutet den Zeitpunkt der Verbringung auf den Klinostaten.

Tabelle 31. *Tradescantia fluminensis.*

2 anschließende Zonen am Grunde des 2. entwickelten Internodiums. Bei Abbruch des Versuchs sehr geringe Krümmung. (Oberseite = V-Seite.)

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		9 h 51 m †	23 h 39 m
Mittelzone (Teilstriche)	61,0	2,75	27,0
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	2,1	17,9
V-Seite (Teilstriche)	60,5	2,5	30,5
X-Seite (Teilstriche)	61,5	3	23,5

Tabelle 32. *Tradescantia fluminensis.*

2 anschließende Zonen, die untere Hälfte des 1. entwickelten Internodiums deckend.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		23 h 12 m †	7 h 38 m
Mittelzone (Teilstriche)	98,25	15,0	25,5
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	6,6	30,5

Tabelle 33. *Tradescantia fluminensis.*

1 Zone am Grunde des 2. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		5 h 4 m †	16 h 54 m
Mittelzone (Teilstriche)	42,5	1,75	10,5
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	8,1	14,0

Tabelle 34. *Tradescantia fluminensis.*

2 anschließende Zonen am Grunde des 3. entwickelten Internodiums. Blatt und Scheide fehlen. Sproß in der Mitte des 2. Internodiums abgeschnitten. Bei Abbruch des Versuchs schwache Krümmung. (Unterseite = X-Seite.)

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		21 h 29 m †	24 h 1 m
Mittelzone (Teilstriche)	100,5	1,5	13,5
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	0,7	5,5
V-Seite (Teilstriche)	100	1,5	12,5
X-Seite (Teilstriche)	101	1,5	14

Tabelle 35. *Tradescantia virginica.*

1 Zone am Grunde des 2. entwickelten Internodiums. Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine zweite, in einigem Abstand darüber befindliche Zone.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		22 h 0 m †	23 h 50 m
Mittelzone (Teilstriche)	41,0	5,75	4,75
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	6,4	4,3
V-Seite (Teilstriche)	39 (45,5)	7 (1)	3 (0,5)
X-Seite (Teilstriche)	43 (54)	4,5 (1)	6,5 (0)

Tabelle 36. *Tradescantia virginica.*

1 Zone am Grunde des 2. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		22 h 8 m †	23 h 34 m
Mittelzone (Teilstriche)	52,0	27,5	30,75
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	23,9	16,4

Tabelle 37. *Tradescantia virginica.*

1 Zone am Grunde des 3. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		22 h †	23 h 49 m
Mittelzone (Teilstriche)	46,25	12,25	16,5
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	12,0	11,9

Tabelle 38. *Galium rubioides.*

1 Zone am Grunde eines älteren Internodiums. Sproß in der Mitte des nächstjüngeren abgeschnitten. Nach Ablauf des mit * bezeichneten Zeitabschnitts kam der Sproß vom Klinostaten wieder unter die Glasglocke in horizontale Lage.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		22 h 50 m †	23 h 49 m *	23 h 10 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	33,5	0,25	0,75	3,75
Mittelzone (% für 10 h) .	—	0,3	0,9	4,7

Tabelle 39. *Galium rubioides.*

1 Zone am Grunde eines älteren Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		23 h 16 m †	25 h 48 m
Mittelzone (Teilstriche)	55,5	0,5	0,25
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	0,4	(0,2)

Auffallend ist die sehr starke Beschleunigung des Mittelwachstums von *Tradescantia fluminensis*, die meist beträchtlicher ausfiel, als bei einseitiger Reizung in der ruhigen Horizontallage. In Tabelle 34 wuchs die markierte Zone durchschnittlich 9 mal schneller als in der Normalstellung, während früher (Tabelle 11) eine $4^1/_2$-fache Beschleunigung bei einseitigem geotropischem Reiz als Maximum beobachtet wurde. Dagegen ergab sich bei *Tradescantia virginica* nirgends eine absolute Beschleunigung der Mittelzone, wenn auch vielleicht die Wachstumsgeschwindigkeit etwas langsamer abzunehmen scheint, als in der Vertikalstellung. *Galium* wies nur in der Tabelle 38 eine die Fehlergrenzen wenig überschreitende Beschleunigung auf. Der Kontrast mit dem auffällig schnelleren Mittelwachstum, sobald nach 24 stündiger Rotation die Pflanze in der ruhigen Horizontallage belassen wurde und sich sogleich aufzurichten begann, ist in die Augen fallend. Trotz zahlreicherer Versuche, die nicht alle aufgenommen werden konnten, habe ich keinen weiteren Fall von Wachstumsbeschleunigung nachzuweisen vermocht. Häufig erhielt ich das Resultat von Tabelle 39, daß Gelenke, die in der Normalstellung noch mehr oder weniger wachstumstätig waren, auf dem Klinostaten das Wachstum einstellten, das dann auch nicht mehr durch den konstanten einseitigen Schwerkraftreiz aktiviert werden konnte. Theoretisch soll später noch kurz auf diese Resultate eingegangen werden. Hier sei noch erwähnt, daß besonders *Tradescantia fluminensis* manchmal verschieden starke Krümmungen auf dem Klinostaten ausführte, die immer in der Symmetrieebene des Sprosses erfolgten, was mir eben dafür zu sprechen scheint, daß diese Pflanzen sich nicht immer in jeder Beziehung physiologisch radiär verhalten (vgl. p. 427).

Ist mit der plötzlichen Vertauschung der normalen Ruhelage eines radiär-parallelotropen Organs mit der horizontalen Reizlage eine transitorische Wachstumsstörung verknüpft?

Unter den Reizreaktionen, mit welchen der lebendige Organismus auf eine Veränderung der Außenbedingungen antwortet, lassen sich zwei Haupttypen mit den entsprechenden Übergangsgliedern unterscheiden: Die Gleichgewichtsreaktionen und die Störungs- oder transitorischen Reaktionen, je nachdem sie zu einer neuen, der veränderten Konstellation entsprechenden Gleichgewichtslage führen, oder autonom zurückreguliert werden, wobei dann die Ausgangslage wieder erreicht werden kann[1]). Häufig kommen derartige Kombinationen vor, daß eine transitorische Reaktion der Erreichung der neuen Gleichgewichtslage vorausgeht, wofür als Beispiel die transitorische Wachstumshemmung erwähnt sei, die sich bei Zugreizung vor der definitiven Wachstumsbeschleunigung einzustellen pflegt. Weitere bekannte Beispiele sind die verschiedenartigen, durch rasche Temperatur- resp. Lichtschwankungen bedingten transitorischen Wachstumsstörungen der thermo- und photonastischen Pflanzen. Die geotropischen Reizkrümmungen, durch welche ein Organ eine neue Ruhelage zu gewinnen sucht, charakterisieren sich als echte Gleichgewichtsreaktionen. Auch die normale transitorische Geschwindigkeitsänderung des Mittelwachstums, welche mit der Abkrümmung aus der tropistischen Reizlage verknüpft zu sein pflegt, darf hier nicht als Wirkung einer Übergangsreizung aufgefaßt werden, auch nicht, wenn sich etwa ergeben sollte, daß bei mechanischer Verhinderung der Krümmung sich nur transitorische Geschwindigkeitsänderungen des geradlinigen Wachstums konstatieren ließen. Ebenso ist die Verlangsamung des Mittelwachstums im invers gestellten und an der Krümmung gehinderten Organ natürlich eine (in diesem Fall selbständige) stationäre Reaktion, der transitorische Störungen vorausgehen können. Ob sich solche stationäre oder transitorische Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit auch in der Horizontalstellung bei nicht krümmungsfähigen Organen im Vergleich zur vertikalen Ruhelage ergeben, ist eine noch offene Frage. Hier soll nur untersucht werden, ob sich im geotropischen Organ vor Eintritt der Krümmung, also während der Pfeffer-Czapekschen „Reaktionszeit“,

1) Vgl. W. Pfeffer, Physiologie Bd. 1, 1897, p. 15.

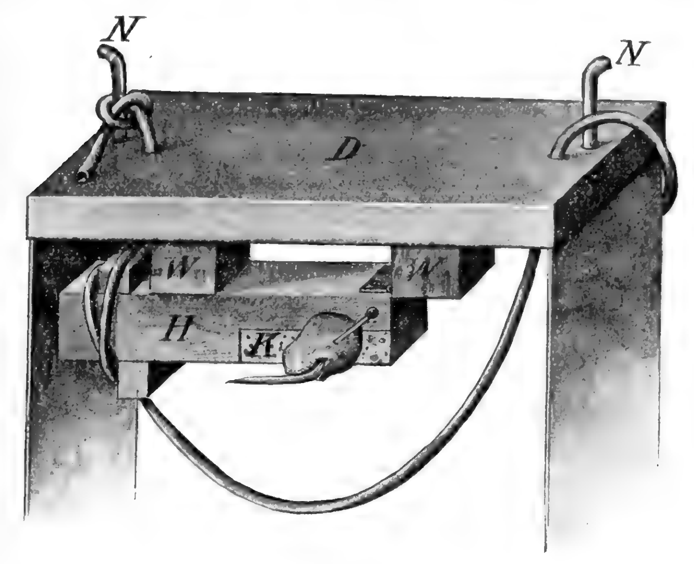
transitorische Wachstumsstörungen als Folge der zunächst als Chok empfundenen Lagenänderung nachweisen lassen. Die überaus empfindlichen Fruchtträger von *Phycomyces nitens* schienen für solche Untersuchungen besonders geeignet. Doch habe ich auch an Lupinen-Wurzeln und Keimscheiden von Hafer und Weizen mehr oder weniger zahlreiche Versuche angestellt.

Methodik.

Die Versuchsanstellung mußte für die verschiedenen Beobachtungsobjekte beträchtlich variiert werden, beruhte aber im Prinzip immer darauf, daß das Vorrücken der Spitze des wachsenden Organs auf der Okularskala eines feststehenden Horizontalmikroskops in kurzen sukzessiven Intervallen beobachtet wurde. Die jedesmal dann nötige Neueinstellung, wenn die Organspitze aus dem Gesichtsfeld verschwindet, läßt sich in wenigen Minuten bewerkstelligen (vergleiche die Tabellen). Abgesehen von den Messungen an Keimwurzeln wurde stets ein Mikroskop verwendet, dessen Tubus auch für feine seitliche Verschiebung eingerichtet war. Die Fußschrauben müssen auf nicht nachgebender Unterlage ruhen (Objektträger). Alle Versuche wurden im Wärmezimmer bei 26,2° C. ausgeführt und die Messungen auf zitterfrei aufgestelltem Meßtisch vorgenommen.

Die Keimwurzeln wurden ganz der früheren Beschreibung entsprechend kultiviert und meist sehr jung zum Versuch verwendet. In einer großen Küvette, deren schmale Seitenwände nebst Boden aus Zink bestehen, wurden die inneren Metallflächen paraffiniert und alle Innenwände darauf mit nassem Papier ausgeschlagen. Auf der Vorderwand waren zur Beobachtung entsprechende Streifen ausgespart. In die Küvette wurde so viel Wasser gegossen, daß die Papierstücke während des Versuchs vollständig durchtränkt blieben. An der Innenseite des Zinkdeckels (*D*) dieser Küvette (vergleiche die nebenstehende Textzeichnung) wurde aus paraffiniertem Holz ein etwa 10 cm langer, mittels Scharnier beweglicher Hebel (*H*) so angebracht, daß es mit Hilfe starker Gummischnüre, die durch Löcher im Deckel nach außen geführt und an aufgelötete Nasen (*N*) festgebunden werden konnten, möglich war, ihn in vertikaler oder horizontaler Lage fest auf entsprechende Holzwiderlagen (*W*) anzupressen. Die gut in nasses Papier eingeschlagene Wurzel wurde mit den Kotyledonen auf einen in den Hebel eingelassenen Korkstreifen (*K*) mittels Stecknadel festgesteckt.

Dann wurde der mit mehreren Papierschichten ausgelegte Deckel fest auf die Küvette gebunden und, um möglichst vollständigen Abschluß zu erreichen, beschwert. Durch Umlegen des Hebels konnte von außen nun beliebig die normale Ruhelage der Wurzel mit der horizontalen Reizlage vertauscht werden. Als Lichtquelle war hinter der Küvette in einigem Abstand eine Glühlampe aufgehängt, die nur für die Augenblicke der Ablesung eingeschaltet wurde. Die Lichtstrahlen mußten zunächst ein Wärmefilter, als welches eine zweite, der Versuchsküvette gleiche, mit Wasser ge-



Figur 2.

füllte Küvette Verwendung fand, sodann ein Lichtfilter in Gestalt einer Rotscheibe passieren, die bei Keimwurzeln nur den Zweck erfüllte, einen gefärbten Hintergrund zu schaffen, von dem sich die weiße Wurzelspitze scharf abheben konnte.

Zu den Versuchen mit Gramineen-Koleoptilen ließ ich ein etwa 25 cm hohes laternenförmiges Gefäß herstellen. Boden, Decke, Seitenwände, sowie Vorder- und Rückwand bis zu einer Höhe von 8 cm bestanden aus Blech. Darüber konnten Rotscheiben in Blechfalzen aus- und eingeschoben werden. Die inneren Blechwände wurden mit nassem Papier ausgeschlagen und der untere geschlossene Teil des Gefäßes mit Erde gefüllt. Die Getreidekörner wurden im Abstand von 1 cm hinter der vorderen Glaswand in einer

Reihe gepflanzt, keimten also direkt in der Laterne (zunächst ohne Glasscheiben) im Versuchstreibhaus des Instituts auf dem Klinostaten, um ganz gerades Wachstum zu garantieren. Früher oder später wurden die Rotscheiben eingeschoben und die Laterne ins Wärmezimmer gebracht, worauf nach entsprechender Akkommodation mit der Messung begonnen werden konnte. Die Keimscheiden waren meist halb etioliert. Bei dieser Versuchsanstellung gelang es mir, heliotropische Krümmungen trotz der eminenten Lichtempfindlichkeit dieser Objekte ganz zu vermeiden, während Versuche, mit den Wurzel-Küvetten zu arbeiten, immer wieder an diesem Umstand scheiterten. Die besondere Rotscheibe war hier natürlich entbehrlich. Vorteilhaft wurde (wie auch bei den Pilzversuchen) eine Außenwand der als Wärmefilter dienenden Küvette mit einem Bogen nassen Filtrierpapiers bespannt, wodurch eine bei der Messung sehr angenehme Zerstreuung des Lichts bewirkt wird. Zur tropistischen Reizung wurde die ganze Laterne umgelegt.

Für die Versuche mit *Phycomyces*-Sporangienträgern lieferten Reinkulturen im Reagenzrohr auf Zuckerrübe das zur Impfung benutzte Sporenmaterial. Für die Versuche wurden mittels Korkbohrers aus Rübenscheiben Zylinder von solcher Weite ausgebohrt, daß sie gerade fest in 1 cm hohe Glasringe geschoben werden konnten, die mit Wasserglas auf viereckige, leichte Glastafeln gekittet waren. Auf den Rübenzylindern wurden Reinkulturen des Pilzes erzogen. Die ersten zu Messungen nicht geeigneten Sporangien wurden abgeschnitten, sodann die Zylinder in die Glasringe gesteckt, mit durchlöcherten Glimmer- oder Kartonscheibchen bedeckt und eine prismatische Küvette aus Spiegelglas darüber gestellt. Die Dichtung geschah mittels Vaseline. Die Küvetten kamen jetzt auf den Klinostaten, um einseitige Lichtwirkung auszuschließen. Waren brauchbare Fruchtträger zu geeigneter Höhe herangewachsen, so wurden die Küvetten auf Holzwürfel auf den Meßtisch gebracht, hinter das bereits beschriebene Wärmefilter und die rote Glasscheibe. Da Ungleichmäßigkeiten der diffusen Beleuchtung und damit verbundene leichte phototropische Krümmungen sich nicht ausschließen ließen, verfertigte ich aus weißem Karton einen oben geschlossenen prismatischen Schirm in solchen Dimensionen, daß er über die Küvette gestülpt, durch einen Faden gehoben und gesenkt werden konnte. Um dies zu ermöglichen, lief der Faden zunächst durch ein Stück Glasrohr, das durch eine entsprechende Vorrichtung senkrecht über der Küvette befestigt

war, und dann wieder herab zur Tischplatte, wo er mit einer Schlinge eingehängt werden konnte. War dies geschehen, so schwebte der Schirm, die Küvette verdeckend, möglichst dicht über der Glasplatte, ohne sie jedoch zu berühren, wodurch störende Erschütterungen entstanden wären. Bei der Ablesung wurde dann einfach mit einer Hand durch Ziehen am Faden der Schirm soweit gehoben, daß nach Einschaltung der Lampe mit der anderen Hand das Sporangium-Köpfchen im Gesichtsfeld des Mikroskops erschien. Nach der Ablesung wurde zunächst wieder der Schirm herabgelassen und dann das Licht abgedreht. Bei diesem Verfahren gelang es, alle heliotropischen Störungen zu vermeiden. Zur einseitigen Reizung wurde die Pilzküvette umgelegt und ein anderer, einseitig offener Kartonschirm, ohne dieselbe zu berühren, darüber gestellt.

Da bei keinem Objekt ein Versuch viel länger als zwei Stunden dauerte, so kam die Hauptkurve der großen Wachstumsperiode nicht störend in Betracht. Viel mehr fallen die kleineren autonomen Störungen und Stöße der Wachstumsbewegung ins Gewicht. Daher mußten ziemlich zahlreiche Versuche angestellt werden. Der Zeitfehler bei der Ablesung erhebt sich, wo von fünf zu fünf Minuten gemessen wurde, nicht über fünf Sekunden. Ein Teilstrich der Okularskala war wieder gleich $^1/_{60} = 0{,}017$ mm.

In den folgenden Tabellen stehen für jeden einzelnen Versuch in der oberen Querreihe die sukzessiven Zeitintervalle zwischen den Ablesungen (Z.). In der folgenden Reihe steht unter jedem Zeitintervall der zugehörige Wert der Wachstumsgeschwindigkeit, ausgedrückt in der Anzahl von Teilstrichen des Zuwachses für gleiche Zeiten (G.), und zwar für die Keimwurzeln (mit Ausnahme von Versuch V) auf 10 Minuten, für alle anderen Versuche auf 5 Minuten als Einheit bezogen. Da tunlichst auch nach gleichen Zeitintervallen gemessen wurde, mußte der abgelesene Zuwachs nur dann umgerechnet werden, wenn die Zeit nicht genau eingehalten worden war. Während der eingeklammerten Intervalle wurde neu eingestellt. Für die horizontale Reizlage sind die bezüglichen Zahlen durch stärkeren Druck hervorgehoben. Bei Versuch X der Tabelle 42 beziehen sich die fett gedruckten Zahlen auf die inverse Vertikallage. In den wenigen Versuchen, wo zweimal die Normallage mit der horizontalen Reizlage vertauscht wurde, kam das zweite Mal die antagonistische Flanke des Sporangiumträgers nach unten zu liegen (Ausnahme: Versuch III).

Tabelle 40. *Lupinus albus.*

I	Z.	10	10	10	10	10	(3)	**13**	**10**	**10**	(2)	7	10								
	G.	12,5	11	9	8	7,5	—	**7,5**	**8,5**	**8**	—	3,5	5								
II	Z.	10	10	10	10	(3)	**10**	**10**	(3)	10	10	10									
	G.	6	4,5	2,5	2	—	**4,5**	**5**	—	0,5	3	3,5									
III	Z.	10	10	10	10	(3)	**10**	**10**													
	G.	8	5,5	6	6	—	**6**	**6**													
IV	Z.	10	10	10	10	10	(3,5)	**10**	**10**	(3)	10										
	G.	6	7,5	8	10,5	10	—	**8,5**	**10**	—	7,5										
V	Z.	5	5	10	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	(3,5)	**5**	**5**	**5**	**5**	**10**
	G.	3	3	3,5	4	4,5	5	5,5	6	5,5	7	5	5,5	5	5	6	—	**7**	**7**	**6,5**	**7**	**6,5**
VI	Z.	10	10	10	10	10	10	10	(4)	**10**	**10**	**10**	**10**	**10**	(2)	10					
	G.	7,5	6	6	4	4	5,5	7,5	—	**12,5**	**8**	**8,5**	**7,5**	**6,5**	—	5					
VII	Z.	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10								
	G.	11	12	13,5	10	8	7	7,5	10	10,5	10	9,5	10,5								

Tabelle 41.

Koleoptile von *Avena* (I—IV) und *Triticum* (V).

I.	5	5	5	5	5	5	5	(1)	5	5	5	5	(2)	**5**	**5**	**5**	(2)	5
	9,5	9,5	9	8	7	7	7	—	7,5	9,5	10	8,5	—	**8**	**8**	**7,5**	—	8
II.	5	5	5	(1,8)	**5**	**5**	**(1)**	**5**	**5**									
	9	9,5	9	—	**8,5**	**9,5**	—	**10,5**	**9**									
III.	10	10	5	5	(2,5)	**5**	**5**	(1,5)	5	5								
	10	9,5	8	8	—	**7,5**	**8,5**	—	8,5	8								
IV.	5	5	5	(4,5)	**5**	**5**												
	6,5	7	7	—	**6,5**	**6**												
V.	5	5	5	5	(6,5)	**5**	**5**	**5**										
	8,5	7,5	6,5	7	—	**10**	**6**	**7**										

Tabelle 42. *Phycomyces nitens.*

I	5 9,5	5 10	5 11	5 10	5 10	(3) —	**5** **12**	**5** **9**	**5** **9**	(3) —	5 11,5	5 11,5	5 13	(4) —	**6** **12,5**	**5** **11,5**	**5** **12**	**5** **11**	(2) —	5 10	5 10,5	5 12
II	5 7	5 7	5 9	5 9,5	5 10	5 9	5 8,5	(4,5) —	**5** **10**	**5** **7**	**5** **9**											
III	5 8,5	5 9	5 8	5 8,5	5 9,5	5 8	5 9,5	5 9	(3) —	**10** **9**	(2) —	5 7,5	5 9	5 8,5	(3) —	**5** **10**	**5** **8,5**	(2,5) —	5 9	5 8	(1) —	5 9,5
IV	5 17	5 15,5	5 16	5 14,5	5 16,5	5 14,5	(2) —	**5** **15,5**	**5** **13,5**	**5** **12,5**	**5** **16**	**5** **16,5**	**5** **15**	**5** **15,5**	(2) —	5 18,5	6 16	5 16,5	(4) —	**5** **17,5**	**5** **15,5**	**5** **16,5**
V	5 17	5 18	5 17	(2) —	5 17,5	5 15,5	5 16	(4) —	**5** **16**	**5** **16,5**	**5** **17,5**	**5** **18**										
VI	5 11,5	5 12,5	5 13	5 12	(4) —	5 10	5 13	5 12	(3) —	**5** **11,5**	**5** **10,5**	**5** **11,5**										
VII	5 16,5	7 15,5	(3) —	6 18,5	5 18,5	6 18,5	5 20,5	5 16,5	(4) —	5 16	5 15,5	(2,5) —	**5** **18,5**	**5** **16**	(2,5) —	5 14						
VIII	5 11	5 11	5 12	5 12	5 10,5	5 13	5 11,5	(3) —	5 12,5	5 12,5	6 11,5	(4) —	5 11,5	5 12,5	(6,5) —	**5** **14**						
IX	5 14	5 14	5 13	5 10	5 14	5 12	(2) —	**5** **13,5**	**5** **11,5**	**5** **11,5**	**5** **11,5**	**5** **11**	(2) —	5 9,5								

Übereinstimmend läßt sich aus den angeführten Versuchen entnehmen, daß beträchtlichere transitorische Störungen bei keiner untersuchten Depression vorliegen dürften. Scheint auch bei der Lupinenwurzel mit dem Horizontallegen öfters eine geringe Beschleunigung, und mit dem umgekehrten Prozeß eine manchmal stärkere Hemmung der Wachstumsgeschwindigkeit verbunden zu sein, so sind doch die Ausschläge nicht übereinstimmend und groß genug, um sich scharf von den normalen Wachstumsschwankungen abzuheben. Bei den untersuchten Koleoptilen ist sicher keine merkliche Störung mit dem Lagenwechsel verbunden. Daß die kleinen Ausschläge bei Keimwurzeln nicht etwa durch die Erschütterungen des Hebelmechanismus bedingt sind, wurde durch besondere Versuche festgestellt. Die einzige mir bekannte Angabe in der Literatur, welche auf eine transitorische Störung vor Krümmungseintritt schließen läßt, findet sich bei Giesenhagen[1]), der bei horizontal gestellten *Chara*-Rhizoiden nach einiger Zeit eine Wachstumshemmung beobachtete. Es würde sich vielleicht verlohnen, die Tatsache weiter zu verfolgen.

Allgemeiner Teil.

Diskussion.

Unter den Reizreaktionen auf die Schwerkraft sind die tropistischen Krümmungsbewegungen bei weitem die auffallendsten. Es ist daher wohl verständlich, daß lange Zeit diese, eine bestimmte Orientierung der Organrichtung zur Richtung des Schwerereizes anstrebenden Bewegungen auch für die einzigen Auslösungen der Gravitation gehalten wurden. Nach unserer heutigen Auffassung vom reizbaren Protoplasma ist es dagegen fast selbstverständlich, daß jede auf den Organismus wirkende Außenbedingung und vollends die allgemeine Massenbeschleunigung, der sich in keiner Lage irgend ein lebender oder toter Bestandteil der Zelle zu entziehen vermag, den inneren Reizzustand (das physiologische Gleichgewicht) mehr oder weniger beeinflussen muß[2]). Schon deswegen ist es kaum angängig, irgend eine Stellung eines Organs als reizlose Lage

---

1) K. Giesenhagen, „Innere Vorgänge bei Krümmungen der Wurzeln von *Chara*". Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXIV, 1901, p. 280 f.

2) Vgl. W. Pfeffer, Physiologie, Bd. I, p. 16, Bd. II, p. 364 u. 631. Auch H. Fitting, a. a. O., p. 623.

in bezug auf die Schwerkraft zu bezeichnen, selbst wenn spezifische tropistische Sensibilitäten überhaupt nicht ausgebildet sein sollten. Natürlich braucht die Reaktion nicht immer äußerlich auffallend zu sein. Eine auf Überschätzung gerade des Auffälligen beruhende, besondere Wertung der Krümmungsreaktion bei der geotropischen Pflanze scheint mir auch vorzuliegen, wenn Noll[1]) bis in die jüngste Zeit an der Anschauung festhält, daß in der vertikalen Normallage eines noch nicht gekrümmten parallelotropen Organs eine geotropisch reizlose Stellung vorliege. Die Einwände Pfeffers[2]) haben ihn zwar veranlaßt, die früher allgemeiner aufgestellte Behauptung auf die Fälle zu beschränken, wo zur Einhaltung der vertikalen Lage nicht noch der entgegenwirkende Autotropismus überwunden werden muß, während es für den normalen Fall des noch nicht abgelenkten Organs nicht verständlich sein soll, „welcherlei Art die Leistung sein sollte, die der Richtungsreiz während der Ruhelage zur Auslösung bringen könnte“ [3]).

Daß freilich in der Normalstellung, die praktisch infolge der autonomen Nutationen nie streng eingehalten wird, keine Krümmungsreaktion eingeleitet wird, zeigt der Augenschein. Doch sind beim „Fixieren“ dieser Gleichgewichtslage durch den Geotropismus (dem sich der Autotropismus gleichsinnig zugesellt) prinzipiell keine anderen Verhältnisse anzunehmen als wie beim physischen Pendel[4]), den die Pendelmasse in der Lotrichtung auch nur dadurch festhält, daß bei der geringsten Ablenkung die immer wirkende Schwerkraft nunmehr eine seitliche Kraftkomponente abgibt. Aus der Tatsache allein, daß in den tropistischen Ruhelagen erfahrungsgemäß keine Krümmungsreaktion, d. h. asymmetrische Wachstumsverteilung erfolgt oder angestrebt wird, folgt keineswegs, daß, wie Noll möchte, der Schwerereiz nicht perzipiert wird. Das Gegenteil scheint mir für die inverse Ruhelage mit aller Sicherheit, und für die normale Ruhelage mit größter Wahrscheinlichkeit aus den Tat-

1) Zuletzt in „Zur Controverse über den Geotropismus“. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1902, p. 415 ff.

2) W. Pfeffer, „Die Reizbarkeit der Pflanzen“. Verhandl. d. Gesellsch. Deutsch. Naturf. u. Ärzte, 1893, I. Teil, p. 68.

3) F. Noll, „Über Geotropismus“. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1900, p. 491.

4) Bei selbstverständlicher Berücksichtigung des fundamentalen Unterschieds zwischen direkter mechanischer Wirkung auf der einen, und dem Reizprozeß auf der andern Seite.

sachen hervorzugehen. In seiner jüngsten diesbezüglichen Publikation gibt aber Noll in beliebigem Umfang anderweitige Reizwirkungen der Inversstellung und damit natürlich auch der Normallage zu. Er schreibt[1]): „Alle diese Veränderungen im invers gestellten Organ können direkt, vornehmlich aber auslösend derartig in das Lebensgetriebe eingreifen, daß die normale und die inverse geotropische Ruhelage in den mannigfaltigsten sonstigen Beziehungen als verschieden perzipiert und dementsprechend mit verschiedenen Reaktionen beantwortet werden. . . . . . Demgegenüber ist aber daran festzuhalten, daß beide Lagen trotz ihres diametral polaren Gegensatzes gleichmäßig geotropische Ruhelagen sind". Damit ist aber zugegeben, daß der einzige Unterschied zwischen den tropistischen Ruhelagen und allen anderen denkbaren Stellungen eben nur im Ausbleiben der Krümmungsreaktion besteht, wie es der Augenschein und die Czapekschen[2]) Eingipsungsversuche dartun. Die Krümmung wäre demnach das einzige Kriterium für die Perzeption des Schwerkraftreizes auf den „Reizfeldern". Die Forderung eines anderen Perzeptionsapparates für die tropistische (Verteilungs-) Reaktion und alle „sonstigen" Auslösungen im geotropischen Organ, wozu ausdrücklich auch die Beeinflussung der geradlinigen Wachstumsgeschwindigkeit gerechnet wird, ist eine durch keine Tatsache stützbare, wohl aber mit manchen Tatsachen in Widerspruch stehende Spekulation. Dies gilt in gleicher Weise für die Bekenner der Statolithentheorie, welcher die hier vertretene Auffassung keinerlei Schwierigkeiten entgegenstellt. Auch führt Haberlandt[3]) nur die „Ökonomie des wissenschaftlichen Denkens" dagegen ins Feld, die aber wohl nicht zu unkritischer Vereinfachung der überaus komplizierten Konstellationen im lebenden Organismus führen darf.

Einerlei ob selbst jede einzelne Zelle des geotropischen Organs nach entsprechender Reizung zu krümmen bestrebt ist, oder ob die Krümmung nur mechanische Folge des ungleichen geraden Längenwachstums antagonistischer Gewebe ist, ist doch jede Einkrümmung nur unter tief eingreifender regulatorischer Verschiebung der Wachstumstätigkeit überhaupt denkbar. Denn im Gewebeverband kann beliebiges Krümmungsbestreben selbst jeder einzelnen Zelle zu

---

1) F. Noll, 1902, a. a. O., p. 417.

2) F. Czapek, „Untersuchungen über Geotropismus". Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895, p. 290 ff.

3) G. Haberlandt, „Zur Statolithentheorie des Geotropismus". Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, p. 461.

keinem Erfolg führen, wenn nicht zugleich von der X- nach der V-Seite ein Geschwindigkeitsgefälle des Mittelwachstums der einzelnen Zellagen zustande kommt. So könnte zB. eine Anzahl einzeln krümmungsfähiger Stengel mit gleicher Wachstumsgeschwindigkeit, die, um ein Gleiten zu verhindern, unter Zuhilfenahme eines Bindemittels zu einem Bündel vereinigt würden, in die tropistische Reizlage versetzt, höchstens mit einer Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit, niemals mit Krümmung reagieren, wenn das Bündel so dick gemacht wird, daß die Krümmungsenergie einer einzigen Stengellage, welche allein frei auf das System wirkt, zur mechanischen Beugung nicht ausreicht. Ferner ist schon lange bekannt, daß bei den Grasknoten mit der Krümmung noch eine beträchtliche Beschleunigung des Mittelwachstums des ganzen Organs verknüpft ist, und in dieser Arbeit habe ich zahlreiche Fälle konstatieren können, wo die Akzeleration der Mittelzone, absolut genommen, die Verschiebung der Gesamtwachstumsschnelligkeit noch bedeutend übertrifft, die Hering[1]) kürzlich als normale Hemmungsreaktion auf die Inversstellung feststellte. Es ist also klar, daß sich bei der geotropischen Krümmung zwei verschiedene, aber deshalb noch nicht trennbare Prozesse zu kombinieren pflegen, einmal eine Anderung der Wachstumsgeschwindigkeit, dann eine zur Achse asymmetrische Wachstumsverteilung. Das ist für die Fälle sofort einleuchtend, wo durch den tropistischen Reiz erst die Wachstumsfähigkeit reaktiviert werden muß, die für jede Krümmungsbewegung Vorbedingung ist[2]). Die tropistischen Ruhelagen sind also prinzipiell nur durch die wegfallende Verteilungsreaktion unterschieden.

Im einzelnen sind unsere Kenntnisse von der Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit der Mittelzone durch den tropistischen Schwerkraftreiz in dieser Arbeit teils verschoben, teils erweitert worden: die Sachsschen Ergebnisse bei Keimwurzeln sind ganz in Frage gestellt. Bei den Sprossen mit apikaler Wachstumszone (außer bei *Hippuris*) ist mit größter Wahrscheinlichkeit eine geringe Verlangsamung des Mittelwachstums mit der Krümmung verbunden; ganz exakt ist die Depression freilich auf Grund der vorliegenden Versuche aus methodischen Gründen nicht erwiesen.

1) G. Hering, „Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane". Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XL, Heft 4.

2) Vgl. W. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, 1904, p. 651. — Die tropistischen Variationsbewegungen kommen hier nicht in Betracht.

Anderseits habe ich mit aller Sicherheit nachgewiesen, daß bei gewissen Gelenkpflanzen das krümmende Organ unter Umständen mindestens 19mal schneller wächst als in der Normalstellung. Es wäre interessant, wenn sich nunmehr exakt ein Fall starker Verzögerung des Mittelwachstums konstatieren ließe. Auch scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß sich an geeigneten Objekten beide Prozesse, deren Kombination gewöhnlich das Wesen der Krümmungsreaktion ausmacht, getrennt beobachten ließen. Es wäre wohl denkbar, daß Sprosse von *Viscum* oder die Rhizome gewisser Gramineen, auf welche die Schwere nicht orientierend zu wirken scheint, stationäre oder transitorische Geschwindigkeitsänderungen des geradlinigen Zuwachses bei geneigter Richtung zur Lotlinie aufwiesen. Eine solche Erscheinung wäre nicht erstaunlicher, wie die Beschleunigung (Verlangsamung) der Zuwachsbewegung nicht thermotropisch (phototropisch) empfindlicher Organe bei einseitiger entsprechender Reizung (wobei also keine Krümmung erfolgt). Mit *Dianthus bannaticus* habe ich leider keine eindeutigen Resultate zu erzielen vermocht. Aus der Tatsache, daß eine deutliche Beschleunigung der Mittelzone nur im Verein mit der Krümmungsreaktion beobachtet wurde, lassen sich keine sicheren Schlüsse ziehen[1]).

Wenn ich mich jetzt zu einer kurzen Besprechung meiner Klinostotatenversuche wende, sei zunächst wiederholt, daß ich mich auf eine eingehendere Diskussion der bei langsamer Rotation eintretenden allseits gleichen und daher praktisch diffusen Reizung, die ohnehin auf ein paar Seiten nicht durchführbar erscheint, hier nicht einlassen kann. Ich muß mich also auf die folgenden kurzen Andeutungen beschränken. Mit Recht hält Noll gegenüber Czapeks früherer Auffassung an dem Standpunkt fest, daß ein um die Horizontallage rotierendes Organ dem Schwerkraftreiz nicht entzogen ist[2]). Er stellt sich vielmehr den Vorgang als intermittierende

---

1) Fittings (1903, a. a. O., u. a. p. 621) Kritik des Nollschen „Hyposchemas" kann ich mich, wie hier nebenbei bemerkt sein mag, vollkommen anschließen. Aber selbst als anschauliche Diagramme der tropistischen Reaktion scheinen mir Nolls Konstruktionen viel zu eng, da nur die ungleiche Wachstumsverteilung auf Ober- und Unterseite berücksichtigt wird. Von der stets unumgänglich notwendigen regulatorischen Lenkung geben sie überhaupt keine Rechenschaft.

2) Übrigens hatte schon Pfeffer in der ersten Auflage seiner Physiologie von „allseitiger Affektion" im Gegensatz zu „einseitiger Reizung" gesprochen. — Eine exakte Fassung des Problems erst: Physiologie, II. Bd., 1904, p. 569, Anm. 3.

Reizung vor. Das komplizierte Problem näher zu zergliedern hat er kaum versucht. Ich meine, daß eine „Klinostaten-Theorie“ in genügend präziser Fassung, um einer Prüfung durch das Experiment zugänglich zu sein, bisher überhaupt nicht vorliegt, wenn man in der allgemeinsten Frage auf Nolls Seite steht und nicht glaubt, daß auf dem Klinostaten die Schwerkraft plötzlich aufhöre, auf den Organismus einzuwirken. Diese fast selbstverständliche Auffassung wird überdies durch das Verhalten dorsiventraler Organe (nicht aber durch das beschleunigte Mittelwachstum der Grasknoten usw.) einwandsfrei bewiesen. Ich kann nicht mit Jost[1]) übereinstimmen, der die Entscheidung von ausgedehnten Messungen erwartet, da sich „eine Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit überall da nachweisen lassen“ müßte, „wo ein horizontales Organ langsamer oder schneller wächst, als das vertikal stehende“, falls die Nollsche Klinostatentheorie zuträfe. Dies ist, wie ich gezeigt habe, wenigstens innerhalb der Dauer meiner Versuche durchaus nicht der Fall; doch beweisen negative Resultate schon deshalb gar nichts, weil die aus der Interferenz mehrerer Reizungen entstehende Resultante niemals eine Reaktion auszulösen braucht, die in absehbarem quantitativem Verhältnis zu den Komponenten stände. So haben in der Tat meine Versuche gezeigt, daß Knoten von *Tradescantia fluminensis* auf dem Klinostaten das Mittelwachstum noch stärker beschleunigen, als bei einseitiger tropistischer Reizung, während *T. virginica* (und wohl auch meist *Galium rubioides*) am Klinostaten keine nachweisbare Geschwindigkeitsänderung des Wachstums aufweisen, welche aber in der ruhigen Horizontallage stets vorhanden war und oft sehr beträchtlich ausfiel. Ich glaube auch nicht, daß sich dieses Ergebnis bei länger fortgesetzter Rotation wesentlich verschieben würde, wenigstens nicht bei *Galium*, wo ich häufig beobachtete, daß das Wachstum definitiv auf dem Klinostaten erlosch. Jedenfalls kann man von diffuser (homogener) Schwerkraftreizung bei der Rotation um die Horizontalachse mit demselben Rechte sprechen, wie bei einseitiger Beleuchtung eines um die Vertikalachse rotierenden heliotropischen Organs, weil eben die kontinuierlich die Richtung wechselnde, aber allseits gleiche tropistische Induktion im radiären Organ keine asymmetrische Wachstumsverteilung bewirken kann, wenn die Rotation mit hinreichender Geschwindigkeit erfolgt, um eine einseitige Auslösung

1) L. Jost, „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“. Jena 1904, p. 542.

zu verhindern. Eine wirklich vollkommene diffuse Schwerkraftreizung herzustellen ist natürlich ausgeschlossen und auch gleichzeitige Rotation um verschiedene Achsen würde höchstens eine etwas größere Annäherung erzielen lassen. Im inneren Verlauf der Reizketten können und werden aber sehr wohl Verschiedenheiten bestehen zwischen der Drehung im einseitigen Licht und der diffusen Beleuchtung, analog auch zwischen langsamerer und schnellerer Rotation um die Horizontalachse[1]). Aus der Tatsache der ausbleibenden Krümmung läßt sich nur so viel mit Sicherheit entnehmen, daß die motorischen Prozesse gar nicht oder doch wenigstens nicht asymmetrisch ausgelöst wurden. Doch steht es ganz außer Frage, daß wohl in jeder Lage der tropistische Reiz perzipiert und die einzelnen Reizketten, die ungestört zur Krümmungsreaktion führen würden, wenigstens in den ersten Gliedern durchlaufen werden. Durch tonische Veränderungen kann der Prozeß freilich immer unabsehbar kompliziert werden. Doch braucht ein Stimmungswechsel zur Erklärung des verschiedenen Verhaltens der von mir untersuchten Pflanzen nicht notwendig herbeigezogen zu werden, da schon die Annahme, daß sich die entgegengesetzt gleichen Impulse bereits im sensorischen Teil der Reizketten kompensieren, es verständlich erscheinen lassen würde, daß manchmal keinerlei Reaktion ausgelöst zu werden scheint. Daß durch allseitig äquale tropistische Reizung die geradlinige Wachstumsgeschwindigkeit modifiziert werden kann, ist nichts außergewöhnliches. So ist es auch nicht unmöglich, daß zB. die thermotropischen Wurzelkrümmungen, wenn der Temperaturabfall nicht zu steil gewählt wird, unter Verzögerung des Mittelwachstums ausgeführt würden. Derartige lehrreiche Beziehungen würden auch vorliegen, wenn, wie es wahrscheinlich erscheint, auch die heliotropischen Gelenkkrümmungen von ähnlicher Beschleunigung des Mittelwachstums begleitet wären, wie die geotropische Krümmungsreaktion. Da allgemein das Wachstum beim Übergang von Dunkelheit zu Diffuslicht zwar deutlich, aber nicht sehr beträchtlich gehemmt zu werden pflegt, müßte es möglich sein, durch nunmehrige einseitige Verdunklung eine so starke Beschleunigung auszulösen, daß die Geschwindigkeit des Mittelwachstums dann höhere Werte erreichte, als vorher in vollkommener Dunkelkeit.

Hier ist auch der Ort, kurz auf eine interessante Bemerkung

---

1) Des Eingreifens der Zentrifugalkräfte ist absichtlich nicht gedacht worden.

Josts[1]) einzugehen, der bei einer allgemeinen Besprechung des Geotropismus schreibt: „Wenn die Nollsche Klinostaten-Theorie zutrifft, dann würden die Seitenwurzeln auf dem Klinostaten dem Schwereeinfluß nicht entzogen sein; legt man die Hauptwurzel in die Rotationsachse des Klinostaten, so müßte bei Geoperzeption eine Verkleinerung des Grenzwinkels eintreten, stellt man sie senkrecht dazu, so müßte sich der Grenzwinkel vergrößern". Ohne mich hier auf eine detailliertere Begründung einlassen zu können, will mir scheinen, daß eine Krümmung eines radiären Organs, welches mit der horizontalen Rotationsachse einen beliebigen Winkel einschließt, bei langsamer Drehung nur dann eintreten kann, wenn die Ruhelage nicht zur Klinostatenachse senkrecht steht, das Organ also nicht parallelotrop ist. Aber auch nur für das orthotrope Organ ist die Orientierung der Organachse zur horizontalen Klinostatenachse gleichgültig. Bei einem wirklich nur klinogeotropen Organ (bei Nebenwurzeln dürften doch wohl kompliziertere Verhältnisse vorliegen) wird voraussichtlich nur dann eine Krümmung ausbleiben können, wenn die Organachse parallel oder senkrecht zur Horizontalachse des Klinostaten orientiert ist. Es kommt eben bei der Beurteilung dieser Verhältnisse immer nur darauf an, ob im Verlauf einer Umdrehung jeder auf einer beliebigen Flanke perzipierte Krümmungsreiz durch einen entgegengesetzt gleichen, der nicht immer von der antagonistischen Seite auszugehen braucht, aufgehoben wird. Nur dann wird die Krümmung unterbleiben. Mit diesen Andeutungen muß ich mich leider hier begnügen. Josts Bemerkung ist also nur teilweise richtig. Vielleicht ließen sich von hier aus gewisse neue Fragestellungen für das weitere Studium der Ursachen gewinnen, welche die Richtung der Seitenwurzeln und ähnlicher Organe bedingen.

Zum Schluß noch eine kurze biologische Bemerkung: Ohne weitere Begründung ist es einleuchtend, daß es für die Pflanzen vorteilhaft sein muß, die tropistischen Bewegungen, die ja im allgemeinen dazu bestimmt sind, die betreffenden Organe in der zur Ausnützung gewisser Außenbedingungen günstigsten Lage zu erhalten, resp. sie in dieselbe zurückzuführen, auch mit hinreichender Schnelligkeit ausführen zu können. Die Geschwindigkeit, mit welcher zB. die Spitze eines sich aufrichtenden Sprosses die Ruhelage erreicht, ist zunächst von der Steilheit des Geschwindigkeits-

1) L. Jost, 1904, a. a. O., p. 554, Anm. 2.

abfalls des Wachstums von der X- nach der V-Seite abhängig, die bei gegebener Wachstumsgeschwindigkeit gewisse Grenzen nicht überschreiten kann. Bei gleicher Wachstumsverteilung ist weiterhin die Länge der krümmungstätigen Region für die Schnelligkeit, mit welcher die Aufrichtung erfolgt, entscheidend. In jedem Fall aber wird eine Beschleunigung der Gesamtwachstumstätigkeit auch schnellere Orientierungskrümmungen ermöglichen. Es muß also als eine sehr zweckmäßige Einrichtung bezeichnet werden, daß gerade, wo kurze, teilweise langsam wachsende interkalare Zonen die Aufrichtung des niederliegenden Sprosses übernehmen, der geotropische Reiz eine sehr beträchtliche Beschleunigung des Mittelwachstums auszulösen vermag, ohne welche die vorteilhafte Orientierung nur mit großem Zeitverlust hergestellt werden könnte.

Einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse.

Von

C. Correns.

Mit Tafel V und einer Textfigur.

Für die Bastarde, die dem von Mendel entdeckten *Pisum*-Typus folgen, die „mendeln", wie de Vries es nennt, ist zweierlei charakteristisch: 1. das Dominieren des Merkmales des einen Elters über das korrespondierende Merkmal des anderen Elters, und 2. das Spalten der Anlagen für diese Merkmale im Keimplasma bei der Keimzellbildung.

1. Von diesen Kennzeichen ist das Dominieren unzweifelhaft von untergeordneter Bedeutung. Wurde es auch von Mendel in seiner ersten Mitteilung über Erbsenhybriden scharf betont, so legte er später, als er seine Versuche auf andere Verwandtschaftskreise ausgedehnt hatte, selbst nicht mehr so viel Wert darauf, wie wir jetzt aus seinen an Nägeli gerichteten Briefen wissen. Er spricht dort zB. von der „Hybridform" eines Merkmales [1]).

Welches Merkmal dominiert nun in einem mendelnden Bastard? Die Eigenschaft, die noch als die charakteristischste angesehen werden kann, ist sein phylogenetisch höheres Alter, dem rezessiven Merkmal gegenüber.

Standfuß [2]) hat bekanntlich als eines der Resultate, zu denen er bei seinen schönen Bastardierungsversuchen mit Schmetterlingen gelangte, das „Grundgesetz" ausgesprochen, die erdgeschichtlich ältere Art besitze für das physiognomische Gepräge des Bastardes ein

1) Correns, C., Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, 1866—1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels. Abhandl. d. K. Sächsischen Gesellschaft d. Wissensch., math.-phys. Klasse, Bd. XXIX, Heft III, p. 201 (1905).

2) Standfuß, M., Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. Denkschriften d. Schweiz. Naturf. Gesellsch., Bd. XXXVI, 1, p. 79 (1898). Auch schon im Handbuch der palaearktischen Großschmetterlinge, p. 111 (1896).

ausschlaggebendes Übergewicht. Dieser Ansicht hat sich de Vries für die mendelnden Bastarde angeschlossen, indem er an Stelle der Eigenschaften der phylogenetisch älteren Art die phylogenetisch älteren Eigenschaften setzte, während er für die nicht mendelnden Bastarde eine Mittelstellung der Eigenschaft beim Bastard, also kein Überwiegen oder Dominieren der phylogenetisch älteren, wenigstens als Regel, annahm[1]). Doch waren ihm auch Fälle wohl bekannt, wo bei den mendelnden Bastarden die Durchführung dieses Prinzipes zu Widersprüchen mit der bisher geltenden Meinung über das phylogenetische Alter eines Merkmales führt. Auch ich hatte unter dem Eindruck der Standfußschen Arbeit solche Fälle schon vorher für den Mais angegeben[2]), und später hat E. Tschermak[3]) „die aprioristische Verquickung der Wertigkeitsfrage und des Deszendenzproblems weder als aussichtsreich noch empfehlenswert“ erklärt.

Nun ist man gewiß im Recht, wenn man Fälle, wie das Dominieren der häutigen Spelzen des gewöhnlichen Maises über die krautigen Spelzen des als Stammform betrachteten „bedecktsamigen“ Maises, oder das der blaublühenden *Datura Tatula* über die weißblühende *Datura Stramonium* für Ausnahmen hält, die möglicherweise nur scheinbar sind. Aber auch jene Fälle, wo dasselbe Merkmal in dem einen Verwandtschaftskreis dominiert, in dem anderen nicht, und die man[4]) in den Vordergrund der Ausnahmen gestellt hat, beweisen, streng genommen, nichts. Denn man kann sich gut vorstellen, daß die Anlage für dasselbe Merkmal im einen Verwandtschaftskreis ursprünglich vorhanden, also phylogenetisch älter, im andern neu aufgetreten, also jünger, ist. Die Lebensdauer dürfte besonders instruktive Beispiele liefern. Es dominiert bei *Hyoscyamus niger annuus* + *H. niger biennis* die Zweijährigkeit über die Einjährigkeit[5]), und bei *Beta „patula“* +

---

1) de Vries, H., Das Spaltungsgesetz der Bastarde (Vorl. Mitteil.). Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII, p. 83 (1900), und Mutationstheorie, Bd. II, passim.

2) Correns, C., Untersuchungen über die Xenien bei *Zea Mays*. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVII, p. 413 (1899).

3) Tschermak, E., Über Züchtung neuer Getreiderassen usw. Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. 1901.

4) de Vries, H., Mutationstheorie, Bd. II, p. 39.

5) Correns, C., Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale usw., Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXI, p. 195 (1903), und: Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des *Hyoscyamus niger*, ebend. Bd. XXII, p. 517 (1904). Dort auch die Literatur über den *Beta*-Bastard.

B. vulgaris die Einjährigkeit über die Zweijährigkeit. Wir können annehmen, daß bei *Hyoscyamus* die Einjährigkeit, bei *Beta* die Zweijährigkeit phylogenetisch jünger ist, denn exakt beweisen läßt sich das Gegenteil, das ich für wahrscheinlicher halte, nicht. Bei dem Bastard zwischen dem ein- oder zweijährigen *Scleranthus annuus* und dem ausdauernden *S. perennis*, der zweijährig ist[1]), läßt sich ebensowenig etwas bestimmtes sagen. Es ist eben fast jede Entwicklungsreihe umdrehbar. Bilden die Sippen A und B eine solche, so kann ebensogut A aus B als B aus A entstanden sein. Eine sichere Entscheidung über die Richtung ist nur da möglich, wo sich die Reihe nicht umdrehen läßt, weil die eine Sippe aus irgend einem Grunde nicht aus der andern hervorgegangen sein kann.

2. Das Hauptkennzeichen der mendelnden Bastarde ist das Spalten der Anlagenpaare bei der Keimzellbildung. Die Frage, welche Merkmalspaare spalten und welche nicht, ist also viel wichtiger als die, warum das eine Merkmal eines Paares über das andere dominiert.

Nun war von vornherein soviel klar, daß Rassen-Bastarde zu spalten pflegen und (Art- und) Varietäten-Bastarde nicht, wie ich gleich in der ersten Veröffentlichung hervorgehoben habe[2]). Dabei war mit Nägeli unter Rassenbildung ein Prozeß verstanden, bei dem latentgebliebene Anlagen wieder lebendig gemacht (und vorhandene in anderer Weise kombiniert) werden, während bei der Varietätenbildung neue Anlagen im Idioplasma entstehen[3]). In ähnlicher Weise unterscheidet nun de Vries bekanntlich „Varietät“ und (Elementar-) „Art“[4]): jene entsteht dadurch, daß die Anlage für ein aktives Merkmal latent wird (retrogressiv) oder aus dem latenten Zustand wieder in den aktiven tritt (degressiv), diese entsteht durch Hinzutritt einer neuen Anlage zu den schon vorhandenen (progressiv)[5]). Daraus erklärt de Vries

1) Murbeck, S., Neue und wenig bekannte Hybriden. Acta horti Bergiani, Bd. 2, No. 5, p. 3, 1894.

2) Correns, C., G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII, p. 167 (1900).

3) v. Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, p. 247 (1884).

4) de Vries, H., Die Mutationstheorie, Bd. I u. II, an vielen Stellen.

5) Bei der Sippenbildung scheint es außerdem Fälle zu geben, die in dieses Schema überhaupt nicht hineinpassen wollen, so das progressive Latentwerden von Anlagen.

auch in überaus einfacher Weise, warum die Anlagen bei dem einen Merkmalspaar spalten, bei dem andern Merkmalspaar aber eine konstante Nachkommenschaft liefern. Werden zwei Varietäten (Rassen Nägelis) verbunden, so kommen dieselben Anlagen, nur in verschiedenem Zustande der Aktivität (latent und aktiv), zusammen; es entsteht ein wirkliches Anlagenpaar, und das kann dann auch wirklich gespalten werden. Werden dagegen zwei (Elementar-) Arten (Varietäten Nägelis) verbunden, so findet die den Unterschied ausmachende, neu hinzugekommene Anlage der einen Sippe keinen Paarling aus der andern Sippe vor, und deshalb wird auch bei der Keimzellbildung nichts gespalten, sondern die Anlage geht auf alle Keimzellen gleichmäßig über[1]).

Ich habe schon an anderer Stelle[2]) auf Verschiedenes aufmerksam zu machen gesucht, was gegen diese Unterscheidung von „bisexueller" und „unisexueller" Vererbung eingewandt werden muß, und werde hier nicht darauf zurückkommen. Die Theorie wird überhaupt unhaltbar, sobald es gelingt, typisches Spalten bei einem (monohybriden) Bastard zu finden, der zwei Sippen verbindet, von denen die eine sicher progressiv, durch Neubildung einer Anlage, aus der andern entstanden ist. In den meisten Fällen ist hierüber keine sichere Entscheidung möglich, denn gewöhnlich läßt sich ja nicht bestimmen, ob die Sippe B aus der Sippe A durch eine Änderung im Zustande eines Merkmales, oder die Sippe A aus der Sippe B durch Hinzukommen eines neuen Merkmales entstanden ist. Eine Entscheidung kann auch hier nur dann ge-

---

Das beste Beispiel für ein solches ist die Ausbildung eingeschlechtiger Blüten aus zwittrigen bei den Angiospermen. Niemand wird die Zweihäusigkeit eines *Melandrium album* wirklich als den ursprünglichen Zustand betrachten wollen, der durch einen retrogressiven oder degressiven Prozeß aus dem zwittrigen wieder hergestellt worden sei. Sie muß also progressiv zustande gekommen sein und besteht trotzdem in einem (mehr oder weniger vollkommenen) Latentwerden von Anlagen. Andere Beispiele, die freilich nicht gleich sicher sind, dürften noch viele Fälle des Latentwerdens von Blütenteilen, von Fiederblättchen usw. liefern.

1) de Vries, H., Die Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXI, p. 45 (1903), und Mutationstheorie, Bd. II (1903) an verschied. Stellen. Auch wenn der Unterschied von „unisexueller" und „bisexueller" Vererbung zu Recht bestehen sollte, wird der Begriff „Merkmalspaar" in allgemeiner Anwendung bleiben, denn niemand könnte dann im vornherein sagen, ob den zwei korrespondierenden Merkmalen ein Anlagenpaar zugrunde liegt oder nicht. Einzig der Bastardierungsversuch würde die Entscheidung bringen.

2) Correns, C., Die Merkmalspaare beim Studium der Bastarde. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXI, p. 202 (1903).

fällt werden, wenn man mit Bestimmtheit sagen kann: Die Sippe A kann nie wie die Sippe B ausgesehen haben. Dann muß die Sippe B aus der Sippe A progressiv entstanden sein.

Dieser Anforderung dürften einige der Merkmale bei Hühnerrassen genügen, die Bateson bereits auf ihr Verhalten bei der Bastardierung studiert hat: Die monströsen Kämme („pea-comb" und „rose comb") und wohl auch der Fuß mit der Extrazehe[1]). Auf botanischem Gebiete würde ihr wohl die „Löffelgranne" des *Hordeum trifurcatum* entsprechen, vielleicht auch die Blütenfüllung; schon Kölreuter sah bei den Bastarden zwischen einfachen und gefüllten Sippen z. T. die Füllung dominieren[2]).

Die nachfolgenden Beobachtungen dürften nach dem eben ausgeführten in doppelter Hinsicht von Interesse sein. Sie lehren zwei Fälle kennen, in denen 1. das phylogenetisch sicher jüngere Merkmal über das ältere dominiert, und in denen 2. ein Paar Merkmale spaltet, von denen das eine sicher als Neubildung, also progressiv entstanden ist.

Bei Zierpflanzen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen (der Sympetalen, so viel ich sehe) sind Sippen bekannt, bei denen der Kelch der Blüte das Aussehen der Blumenkrone angenommen hat. Man spricht dann von „Calycanthemie", von einer „*f. calycanthema*" oder „*f. duplex*", von einer „Hose in Hose"-Rasse. Die Veränderung betrifft nicht nur die Färbung und Gestalt des Kelches, sie erstreckt sich auch, wie im folgenden noch genauer gezeigt werden wird, auf den anatomischen Bau des Organes[3]). Soweit das Kelchblatt modifiziert ist, ist es ganz zu einem Blumenblatt geworden, nicht bloß blumenblattähnlich; es ist soweit durch ein solches ersetzt. Diese Fälle scheinen hübsch zu der Theorie der spezifischen Stoffe, ihren Bahnen und der gelegentlichen Entgleisung aus diesen Bahnen, zu stimmen, aber schon die erbliche Fixierung dieser „Entgleisung" gibt zu denken.

---

1) Bateson and Saunders, Report I, p. 137 (1902).

2) So erhielt er (3. Fortsetzung, p. 119 u. f.) von *Aquilegia vulgaris plena* × *A. canadensis* 20 Individuen, von denen 8 gefüllt waren, und von *Dianthus chinensis simplex* × *D. „hortensis" plenus* ein gefülltes Exemplar (3. Fortsetzung, p. 109).

3) Es gilt das auch für die *f. calycanthema* der Gartenprimel. Mir ist nicht bekannt, daß der feinere Bau derartiger Kelche schon mit dem der normalen Kelche und der Blumenblätter verglichen worden wäre.

Am längsten ist die calycanthe Form der Gartenschlüsselblume („*Polyanthus*") bekannt, sicher seit 150 Jahren. Ich habe mit ihr zu experimentieren begonnen, meine Versuche sind aber noch nicht weit genug gediehen, um darüber berichten zu können. Wesentlich kürzere Zeit ist die *f. calycanthemus* in der Sippe des *Mimulus luteus* (im weitesten Sinne) bekannt und noch weniger lang von *Campanula medium*.

Über Versuche mit diesen zwei Sippen will ich im folgenden berichten[1]; die Versuche mit der calycanthen Form der *Campanula persicifolia* (*f.* „*coronata*" der Gärtner) sind erst angefangen. Ich stelle *Campanula medium*, das am genauesten untersuchte und in mancher Hinsicht besonders instruktive Objekt, voran.

I. *Campanula medium f. typica + f. calycanthema.*

1. Die *Calycanthema*-Sippe.

Nach der freundlichen Mitteilung der Firma Haage & Schmidt in Erfurt wurde die *f. calycanthema* 1872 von der damaligen Firma Waite & Co., Southwarkstreet, London, eingeführt und in der Illustrierten Gartenzeitung 1873, p. 113, erwähnt. Goebel[2] hatte sie 1886 noch nicht gesehen, und Penzig[3] gibt nur an, daß sie ihm von Costerus zugesandt worden sei. Jetzt ist sie weit verbreitet.

In der Färbung stimmt, soweit meine Erfahrungen reichen, der petaloide Kelch stets mit der Blumenkrone überein; er verträgt sich mit jeder Nuance, ebenso mit Überzahl der Quirlglieder und mit der echten „Füllung", die hier in dem Auftreten weiterer (alternierender) Kronen und in einer petaloiden Ausbildung der Staubgefäße bestehen kann.

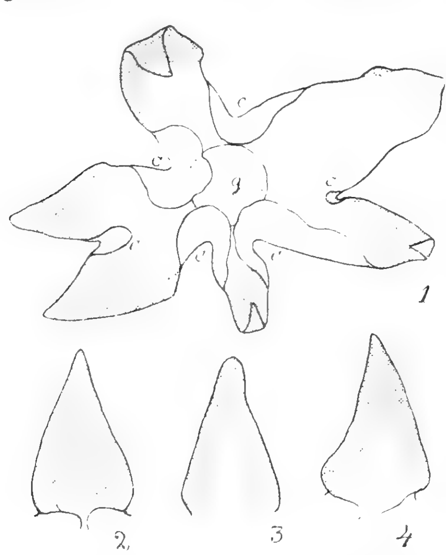
---

1) Aus der Literatur ist mir nur eine einzige einschlägige Beobachtung bekannt geworden: Gärtner (Bastarderzeugung, p. 561, 1849) sagt: „die *Primula acauli—(elatior) calycantha* hatte den weiten Kelch und die noch etwas vergrößerte Corolle der *acaulis* mit der Farbe der *calycantha* angenommen". Hinter den „weiten Kelch" der *P. acaulis* hat schon W. O. Focke (Pflanzenmischlinge, p. 247) mit Recht ein Fragezeichen gesetzt; diese Art hat in Wirklichkeit einen walzenförmigen, anliegenden Kelch. Da man über die Individuenzahl des Bastardes nichts erfährt, läßt sich nach dem, was die im folgenden beschriebenen Versuche ergaben, mit der ganzen Angabe nichts anfangen.

2) Penzig, O., Pflanzenteratologie, Bd. II, p. 107 (1894).

3) Göbel, K., Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVII, p. 260 (1886).

In extremen Fällen sind selbst die letzten Reste der Kelchsubstanz verschwunden (Fig. 5, Taf. V), die sonst wenigstens als grüne Spitzen erhalten sind (Fig. 4). Als anderes Extrem finden sich Pflanzen, bei denen die Kelchzipfel relativ schwach umgebildet sind. Die untenstehende Textfigur zeigt noch lange keinen besonders schlechten *Calycanthema*-Kelch; auf Schwierigkeiten, die *f. calycanthema* von der *f. typica* zu scheiden, bin ich jedoch nie gestoßen. Annähernd parallel dem Grade der Umwandlung geht der Grad der Verwachsung. Bei „schöner" *Calycanthema* sind die Zipfel genau so weit verwachsen, wie bei der Blumenkrone (Fig. 5), bei „schlechter" bleiben sie fast bis zum Grunde getrennt (Fig. 2, Taf. V; Textfigur); im einen Fall ist die Form glockig, im andern radförmig. Die „Anhängsel" der Kelchbuchten (die Kommissurallappen), die die Sektion *Medium* der Gattung *Campanula* charakterisieren, fehlen bei ganz schöner *Calycanthema* vollständig (Fig. 5, Taf. V), während sie bei schlechter noch gut ausgebildet sind (Textfigur). Zwischen den Extremen finden sich alle Übergänge.



1. Der Kelch einer schlechten *Calycanthema*-Blüte, sechszählig, von unten gesehen; *g* die Insertion des Gynaeceum, *c* die Kommissurallappen. 2—4 einzelne Kelchzipfel, von unten gesehen, von einer schlechten *Calycanthema*-Blüte. In allen Figuren ist das grüne Gewebe schraffiert, das petaloid ausgebildete Gewebe weiß gelassen.

Die Basis und die Mediane des Kelchzipfels zeigen die Umwandlung zuerst, der Rand und — wie schon bemerkt wurde — die Spitze zuletzt; die einzelnen Zipfel desselben Kelches können sich ziemlich auffallend verschieden verhalten, wie das die Textfigur auch zeigt. Bei allen derartigen genauer untersuchten, fünfzähligen Kelchen war unschwer zu erkennen, daß der Grad der Umwandlung im Zusammenhang mit der genetischen Spirale stand, der die Anlage der Kelchblätter folgt ($^2/_5$), derart, daß das erste Blatt am meisten grün, das fünfte am stärksten blumenkronartig ausgebildet war.

Die Veränderung beschränkt sich nicht auf die Form und die Farbe, sondern dehnt sich auf den ganzen Bau aus: Die Spaltöffnungen der Oberseite verschwinden fast vollkommen, wie sie auf der Kroneninnenseite auch nur spärlich zu finden sind, während sie auf der Unterseite, wie bei der Kronenaußenseite, erhalten bleiben, die Epidermiszellen werden höher und die Cuticula wird fein gefaltet-gestreift, wie bei der Krone, die Palisaden der annähernd isolateral gebauten Kelchzipfel schwinden und machen dem Sternparenchym der Krone Platz, das statt der Chloroplasten nur mehr kleine Leukoplasten führt. Wie die petaloiden Teile des Kelches von den noch grünen in der Farbe nicht scharf abgesetzt sind, so geht auch der anatomische Bau der einen allmählich in den Bau der andern über.

Der Grad der Umbildung variiert nicht nur von Individuum zu Individuum, sondern auch, wenngleich in viel geringerem Grade, von Blüte zu Blüte beim selben Individuum, sodaß die Abschätzung der „Güte“ beträchtlichen Schwierigkeiten begegnet. Eine bestimmte Periodizität[1]) ist mir nur insofern aufgefallen, als die letzten Blüten oft schlechter calycanth sind, doch habe ich mich nicht eingehender mit ihr beschäftigt.

Wie weit der so verschiedene Grad der Calycanthemie auf der Anwesenheit verschiedener erblich fixierter Sippen mit transgressiver Variabilität beruht (sie spielen gewiß eine bedeutende Rolle), und wie weit sie individueller Natur ist, d. h. von äußeren (Ernährungs-) Einflüssen abhängt, muß erst noch geprüft werden[2]). Die Versuche, durch Selbstbestäubung Samen von verschiedenen gut ausgebildeten *Calycanthema*-Individuen zu erhalten, schlugen, wie wir gleich sehen werden, bis jetzt stets fehl, und die Bastarde zwischen der *f. typica* einerseits und ausgesucht „schöner“ und „schlechter“ *f. calycanthema* anderseits, die wenigstens Anhaltspunkte zu einer Beantwortung liefern könnten, haben noch nicht geblüht.

Mit der petaloiden Ausbildung des Kelches sind zwei weitere Merkmale, in der Ausbildung der Kapseln und in der Fruchtbar-

---

1) Vgl. dazu Tammes, T., Die Periodizität morphologischer Erscheinungen bei den Pflanzen (Verh. d. Kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, Tweede Sectie, Deel IX, No. 5), im III. Teil, und die den Ausgangspunkt bildenden Beobachtungen de Vries', zB. Über die Periodizität partieller Variationen (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVII, p. 45, 1899) usw.

2) Vgl. auch p. 471, Anm. 1.

keit, verbunden. Während die Sippen der *Campanula medium* mit typischem Kelch Kapseln bilden, deren fünf Fächer mit Klappen aufspringen, je mit einer am Grunde jedes Faches, bleiben bei der *f. calycanthema* die Kapseln geschlossen. Ausnahmsweise fand ich freilich auch bei der *f. typica* nicht aufspringende Kapseln oder Kapseln mit einzelnen, nicht aufspringenden Fächern, und noch seltener bei Sippen mit petaloidem Kelch Kapseln, bei denen das eine oder andere Fach sich etwas öffnete, aber nie eine normale Kapsel. Dadurch wird zwar die scharfe Abgrenzung der *f. calycanthema* von der *f. typica* nach diesem Merkmal wohl erschwert, der Unterschied selbst bleibt aber bestehen. Die *f. calycanthema* liefert ferner beim freien Abblühen viel weniger Samen als die *f. typica*, oder gar keinen; nach künstlicher Bestäubung verschiedener Art habe ich überhaupt nur ausnahmsweise einmal einzelne Samen erhalten[1]). — Hand in Hand mit diesen Merkmalen geht ein zarterer Bau der Kapselwand und eine geringere Größe der ganzen Kapsel. In extremen Fällen nimmt die Fruchtknotenwand sogar zum Teil die Farbe der Blumenkrone an (Fig. 5; der anatomische Bau ist leider nicht studiert worden); die Samenproduktion war dann stets gleich Null.

Alle diese Eigenschaften stehen offenbar in direkter Korrelation; die Modifikation der Kelchblätter wird das Primäre sein, und die übrigen Veränderungen werden von ihr abhängen. Das Androeceum bleibt dabei vollkommen intakt; der Pollen der *f. calycanthema* ist so reichlich, die Körner sind durchgängig so gut ausgebildet und genau ebenso tauglich, wie bei der typischen Form.

Die Sterilität des Gynaeceum dürfte mit der Unterständigkeit des Fruchtknotens zusammenhängen; wenigstens ist, wie wir sehen werden, *Mimulus tigrinus calycanthemus*, dessen Fruchtknoten oberständig ist, sehr oft normal fruchtbar (p. 476), und auch *Primula polyantha calycanthema* war, legitim bestäubt, wenigstens oft fruchtbar. Ob sich ein äußerer Grund für die Sterilität feststellen läßt, müssen erst weitere Untersuchungen zeigen; die Samen-

1) Dieser Unterschied in der Fruchtbarkeit, je nachdem die Blüten sich selbst, d. h. der Bestäubung durch die Insekten, überlassen oder künstlich befruchtet wurden, muß auffallen. Individuelle Verschiedenheiten können nicht wohl der Grund sein, dazu wurden zu viel Exemplare geprüft, Selbststerilität auch nicht, denn der Pollen anderer Individuen derselben Sippe und der *f. typica* war nicht wirksamer; am ehesten kann noch die Behandlungsweise schuld sein, obwohl die genau so behandelte *f. typica* stets reichlich ansetzte

anlagen der *f. calycanthema*, die ich untersuchte, unterschieden sich nicht von denen der *f. typica* und besaßen einen gut ausgebildeten Embryosack.

Es ist das ein interessanter Fall einer echten Korrelation zwischen einem vegetativen Merkmal — der Ausbildung des Kelches als Blumenkrone — und einem sexuellen Merkmal — der völligen oder teilweisen Sterilität der Samenanlagen[1]). Eine solche Korrelation von Merkmalen ist natürlich etwas ganz anderes, als die „Konjugation“, die „Verkoppelung“ von Merkmalen, wie der Blütenfarbe und Behaarung bei gewissen Levkojen, die man auch schlechthin als „Korrelation“ bezeichnen zu müssen geglaubt hat[2]). Ein neues, instruktives Beispiel einer solchen Verkoppelung werden die folgenden Versuche kennen lehren. Denn alle die Merkmale, die den *Calycanthema*-Kelch von dem typischen Kelch unterscheiden, verhalten sich bei der Vererbung wie ein Merkmal, obwohl sie sicher durch eine ganze Anzahl eigentlich getrennter Anlagen bedingt sind.

Die *f. calycanthema* der *C. persicifolia* verhält sich ganz ähnlich; bei der mir vorliegenden Sippe nimmt auch der Fruchtknoten die weiße Farbe der Krone an und ist absolut steril.

Die *f. typica* der *C. medium* kann nie wie die *f. calycanthema* ausgesehen haben. Niemand wird annehmen wollen, die typischen, grünen Kelchblätter wären aus Blumenblättern hervorgegangen[3]). Abgesehen davon macht auch schon die sehr stark herabgesetzte Fruchtbarkeit, resp. die völlige Sterilität der *Calycanthema*-Sippe das unmöglich. Die *f. calycanthema* muß also progressiv aus der *f. typica* hervorgegangen sein; sie kann weder retrogressiv durch einfaches Latentwerden der Anlage des *Typica*-Kelches, noch degressiv durch Aufleben einer ehemals aktiv gewesenen *Calycanthema*-Anlage entstanden sein[4]). Es kann auch nicht um-

1) Einen anderen Fall habe ich beim Mais gefunden: Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XX, p. 159 u. f. (1902).

2) Bateson and Saunders, I. Report, p. 126 (1902).

3) Die Existenz von Fällen, wo der Kelch normal petaloiden Charakter hat (zB. *Glaux*), ändert hieran nichts.

4) Für die degressive Sippenbildung gilt natürlich die gleiche Überlegung, wie für die retrogressive. Wenn eine latent gewordene Anlage wieder aktiv wird, sinkt die Sippe dadurch auf ein früheres Stadium herab; eine Sippe, die nicht als Durchgangsstadium in den Stammbaum paßt, kann also nicht degressiv entstanden sein. Was

gekehrt die *f. typica* aus der *f. calycanthema* retrogressiv oder degressiv entstanden sein, denn das würde im Grunde auf dasselbe herauskommen[1]).

2. Der Bastard *Campanula medium, f. typica* + *f. calycanthema*.

A. Die I. Generation des Bastardes.

Anfangs Juli 1898 habe ich die sorgfältig in der Knospe kastrierten und geschützten Blüten eines Exemplares der gewöhnlichen Form der *C. medium* mit dem Pollen eines ziemlich schönen Individuum der *f. calycanthema* bestäubt und lauter gut entwickelte, samenreiche Kapseln erhalten. Von der gewöhnlichen Form gab es damals ein ganzes Beet voll im System des botanischen Gartens in Tübingen; in Hinsicht auf den Kelch waren es lauter typische Exemplare. Auf dem Beete der *f. calycanthema* standen nur drei Pflanzen, zwei, die diesen Namen verdienten, und eine gefüllt blühende mit typischem, grünem Kelch. Die Farbe der Blüten war das gewöhnliche Blau.

Ich kam erst 1900 dazu, einen Teil der Samen auszusäen, und hatte 1901 128 blühende Pflanzen, von denen 55 = 43 % zur typischen Form und 73 = 57 % zur *f. calycanthema* gehörten.

gewöhnlich als degressiv entstanden aufgefaßt wird, zB. die „zwangsgedrehten" Sippen, verdient demnach diese Bezeichnung gar nicht; denn es wird niemand im Ernst behaupten wollen, daß die zwangsgedrehten Sippen ein Durchgangsstadium für die normalen gewesen seien und nun wieder als Rückschläge aufträten. Es handelt sich hier ja auch um latente Anlagen, aber um Anlagen, die nie wirklich aktiv waren — wie das zB. bei echter retrogressiver oder degressiver Sippenbildung der Fall ist —, sondern um ein progressives Aktivwerden; die Latenz derartiger Anlagen, wie die Zwangsdrehungen sie erfordern, ist nichts anderes als die (sehr lang hingezogene) Latenz der Prämutationszeit, der „mutable" Zustand, wie de Vries ihn genannt hat. (Wie ich nachträglich sehe, hat schon v. Wettstein [Festschrift f. Ascherson, 1904, p. 509 u. f.] seine fasziierte Sippe des *Sedum reflexum* als progressive Mutation aufgefaßt.) — Echte Degression scheint mir von Retrogression und Progression oft nur schwer unterscheidbar zu sein, zB. durch das Zahlenverhältnis der zweierlei in Frage kommenden Individuen. Wenn das rote Weidenröschen *(Epilobium angustifolium)* hie und da einen Stock mit weißen Blüten hervorbringt, so liegt ein retrogressiver Prozeß vor; die Anlage zur Farbstoffbildung wird latent. Würde das Weidenröschen für gewöhnlich weiß blühen und einzelne rotblühende Stöcke hervorbringen, so würde man von degressiver Sippenbildung sprechen, weil wir die vielen rotblühenden Verwandten kennen; würden solche Verwandten fehlen (oder sehr selten sein), so müßte man für die Entstehung der rotblühenden Pflanzen einen progressiven Prozeß annehmen.

1) Vgl. auch p. 481.

Ich habe versucht, nach den seinerzeit gemachten Notizen die „Güte“ der *Calycanthema*-Individuen zu taxieren, wie es später sofort geschah; danach hätten etwa 25 die Note „gut“, 34 die Note „mittel“ und 14 die Note „schlecht“ erhalten. *C. medium* ist bekanntlich zweijährig, ein Teil der Individuen, etwa 12, blühte 1901 noch nicht; zwei von diesen „Trotzern“ nahm ich mit nach Leipzig, wo sie 1902 zur Blüte kamen. Einer gehörte zur *f. typica* und einer zur *f. calycanthema*. Einjährige Exemplare (die also im Jahre der Aussaat geblüht hätten) habe ich überhaupt nie beobachtet.

Der Rest der Samen wurde erst 1902 ausgesät und gab im Jahre 1903 64 blühende Pflanzen, von denen 29 zur *f. typica* und 35 zur *f. calycanthema* gehörten. Dazu kamen noch 15 „Trotzer“, die erst 1904 blühten; 8 davon waren *f. typica* und 7 *f. calycanthema*. Die 42 *Calycanthema*-Individuen wurden sofort nach ihrer Güte beurteilt; 16 erhielten die Note „gut“, 17 die Note „schlecht“; bei 9 war ich zweifelhaft, wohin ich sie bringen sollte.

Der ganze Versuch hatte also ergeben:

C. med. f. typ. + *f. calyc.*

	I. Aussaat				II. Aussaat				I. u. II. Aussaat	
	1901	1902	zus.	%	1903	1904	zus.	%		%
f. typica	55	1	**56**	43	29	8	**37**	47	**93**	44,5
f. calycanthema . .	73	1	**74**	57	35	7	**42**	53	**116**	55,5
	128	2	**130**	100	64	15	**79**	100	**209**	100

Ungefähr die Hälfte der Bastardpflanzen hatte also den typischen Kelch, die Hälfte den petaloiden; daß diese letzteren bei beiden Aussaaten überwogen, ist kaum zufällig.

Dies Resultat konnte an und für sich verschieden gedeutet werden. So konnte der *Calycanthema*-Charakter rezessiv sein: dann mußte die bestäubte Pflanze mit typischem Kelch ein Bastard *f. typica* + *f. calycanthema* gewesen sein, und die Nachkommen mit dem petaloiden Kelch wären keine Bastarde. Oder er konnte dominieren: dann mußte die den Pollen liefernde Pflanze mit petaloidem Kelch ein Bastard derselben Herkunft gewesen sein, und die Nachkommen mit dem normalen Kelch wären keine Bastarde. Wenn auch manche Anzeichen von vornherein für die zweite Annahme sprachen, so konnte doch nur die zweite Generation eine sichere Entscheidung bringen.

B. Die II. Generation des Bastardes.

Schon 1901 wurden mit 9 Exemplaren des Bastardes, die zur *f. calycanthema* gehörten, verschiedene Bestäubungsversuche angestellt: Die reifen Narben der geschützten[1]) Blüten wurden teils mit eigenem Pollen, teils nach der Kastration mit dem Pollen anderer, gleichartiger Individuen oder mit jenem solcher Geschwister bestäubt, die der *f. typica* entsprachen, ohne daß ich Samen erhalten hätte. Drei Exemplare des Bastardes dagegen, die normale Kelche besaßen, gaben (unter allen Kautelen) sowohl bei Selbstbestäubung, als auch bei der Bestäubung mit der *f. calycanthema* (wofür die Blüten sorgfältig kastriert worden waren) in jedem einzelnen Falle tadellose Kapseln mit zahlreichen Samen. Die benutzten, der *f. calycanthema* entsprechenden Individuen müssen also vollkommen taugliche Pollenkörner und vollkommen untaugliche Samenanlagen besessen haben.

1902 versuchte ich nochmals mit den beiden von Tübingen mitgenommenen Trotzern, von denen der eine der *f. typica*, der andere der *f. calycanthema*, und zwar ziemlich schlechter, entsprach, alle vier möglichen Verbindungen herzustellen. Die zur Bestäubung verwendeten Blüten wurden sorgfältig kastriert und geschützt, außerdem die ganze *Calycanthema*-Pflanze noch durch einen Gazesack abgesperrt. Das Ergebnis ist in der folgenden kleinen Tabelle zusammengestellt.

	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der reifen Kapseln
1. *C. med. hybr.*, *typ.* × *typ.* (Selbstbestäubung)	3	3
2. „ „ „ *typ.* × *calycanthema*	4	4
3. „ „ „ *calycanthema* × *typ.*	8	—
4. „ „ „ *calycanth.* × *calycanth.* (Selbstbestäubung)	7	—

Also auch hier zeigte sich wieder die vollkommene Tauglichkeit des Pollens und die ebenso vollkommene Untauglichkeit des Gynaeceum bei dem *Calycanthema*-Exemplare. Denn die Samenmenge war bei 1 und 2 die gleiche (soweit das ohne Einzelzählung beurteilt werden konnte); bei 3 und 4 sah es zwar zunächst so aus,

1) Für einzelne Blüten benutze ich Säcke aus feinem, dichtem Moll, die nicht zugebunden, sondern zugesteckt werden, mit feinen Insektennadeln, nachdem das offene Ende dreieckig um den Stiel eingefaltet worden ist.

als ob sich die Fruchtknoten normal entwickeln würden, das Resultat war aber schließlich doch Null.

Die Samen der Versuche 1 und 2 wurden 1903 ausgesät, und die jungen Pflanzen ins Freie pikiert. Sie gaben 1904 blühende Pflanzen, deren Beschaffenheit in den folgenden zwei Tabellen enthalten ist.

1. Versuch. *C. med. hybrid., f. typ. + f. typ.*

	Beet 1	Beet 2	Beet 1 und 2 zusammen	
C. med. typ.	99	118	**217**	97,3 %
C. med. calycanthema .	2	4	**6**	2,7 „
	101	132	**223**	100,0 %

Von den 6 *Calycanthema*-Individuen erhielten 3 die Note „schlecht“ und 3 die Note „mittel“.

2. Versuch. *C. med. hybrid., f. typ. + f. calycanthema.*

	Beet 1	Beet 2	Beet 1 und 2 zusammen.	
C. med. typ.	6	7	**13**	43 %
C. med. calycanthema .	10	7	**17**	57 „
	16	14	**30**	100 %

Von den 17 *Calycanthema*-Individuen dieses Versuches wurden 10 mit der Note „schlecht“, 6 mit der Note „mittel“ und 1 mit der Note „gut“ bedacht[1]).

Zu dem gleichen Resultat hatte ein kleiner Versuch geführt, der mit den 1901 erzielten Samen (p. 470 oben) ausgeführt worden war: 1903 blühten 8 Pflanzen; 4 davon hatten den typischen Kelch und 4 gehörten zur *f. calycanthema.*

Das Auftreten der 6 *Calycanthema*-Individuen unter den 217 mit normalem Kelch versehenen (Vers. 1) mußte überraschen. Es ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß bei dem Ausschütteln der Samen des Versuches 2 einige weg und, wie sofort bemerkt und auf der Samenschachtel notiert wurde, möglicherweise zu denen des Versuches 1 sprangen. Auch andere Fehlerquellen will ich nicht ganz

1) Da der Pollen von einem „ziemlich schlechten“ *Calycanthema*-Individuum stammte, geht aus obigem Befund hervor, daß die petaloide Ausbildung des Kelches fluktuierender Variation stark unterworfen sein muß.

in Abrede stellen. Wenn wir jedoch die bald zu besprechenden Versuche mit der *Calycanthemus*-Sippe des *Mimulus* vergleichen, wird es wenigstens möglich, daß der Erscheinung eine tiefere Ursache zugrunde liegt.

Davon abgesehen, erklärt sich das beobachtete Verhalten ungezwungen aus der Annahme, daß der monströse (*Calycanthema*-) Kelch über den normalen Kelch dominiert, und das Merkmalspaar in typischer Weise spaltet, wie die folgende Darlegung zeigt.

Die Pflanze mit normalem Kelch, die die Samenanlagen zu der Bastardierung lieferte, war echt, die den Pollen liefernde *Calycanthema*-Pflanze dagegen war schon ein Bastard zwischen der reinen *f. calycanthema* und der *f. typica*, der sein Aussehen dem Dominieren der *Calycanthema*-Anlage verdankte und spaltete[1]). Die Folge war, daß die Hälfte der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner die Anlage für einen normalen Kelch, die Hälfte jene für einen petaloiden Kelch enthielt. Aus der Bastardierung mußten dann die zweierlei Pflanzen, die wirklich beobachtet wurden, in annähernd gleichen Zahlen hervorgehen: aus *f. typica* ♀ + *f. calycanthema* ♂ die *f. calycanthema*, und aus *f. typica* ♀ + *f. typica* ♂ die *f. typica*. Die einen waren nach der Terminologie Batesons Heterozygoten, die andern Homozygoten; jene mußten wieder spalten und Keimzellen mit der einen oder andern Anlage hervorbringen, diese lauter Keimzellen mit einer Anlage, der für den normalen Kelch. Bei Selbstbestäubung hätten also diese *Calycanthema*-Individuen eine Nachkommenschaft geben müssen, die aus 75 % *Calycanthema*-Individuen und 25 % typischen Individuen bestanden hätte, bei Bestäubung mit dem Pollen der *f. typica* aber eine Nachkommenschaft, die sich aus 50 % *Calycanthema*- und 50 % *Typica*-Individuen zusammengesetzt hätte. Diese Konsequenzen waren nicht prüfbar, weil sich, wie wir sahen, die *Calycanthema*-Individuen bisher auf keine Weise künstlich befruchten ließen. Die *Typica*-Individuen mußten dagegen bei Selbstbestäubung nur Individuen der *f. typica* geben und bei der Bestäubung mit dem Pollen ihrer Schwesterindividuen, die calycanth und Bastarde waren, eine Nachkommenschaft hervorbringen, die

1) Damit stimmt, daß, wie wir schon sahen (p. 468), 1898 von den zwei anderen Pflanzen des *Calycanthema*-Beetes eine den typischen Kelch hatte. Eine eigene Aussaat von gekauftem *Calycanthema*-Samen gab ebenfalls überwiegend, aber nicht ausschließlich *Calycanthema*-Pflanzen.

sich aus 50% *Calycanthema-* und 50% *Typica*-Individuen zusammensetzte. Das ist auch wirklich der Fall, für die eine Bestäubung wenigstens sehr annähernd (wegen der 6 *Calycanthema*-Exemplare), für die andere vollständig.

Nun erscheint es auch begreiflich, daß die *f. calycanthema* in allen bekannten Blütenfarben und zusammen mit der Füllung vorkommt; alle diese Sippen brauchen nicht durch eigene einzelne *Calycanthema*-Mutationen aus den betreffenden Sippen mit normalem Kelch entstanden sein, sie sind gewiß, sobald erst einmal die abnorme Form bei irgend einer Sippe aufgetreten war, durch Bastardierung, absichtlich oder zufällig, gewonnen worden.

Jedesmal, wenn die rezessive Form mit dem Pollen des Bastardes (der Heterozygote) bestäubt wurde, und eine größere Zahl der Nachkommen aufgezogen wurde, gab es etwas zuviel Heterozygoten (55,5 und 57%) und etwas zu wenig Homozygoten (44,5 und 43%). Es ist das gewiß kein Zufall. Ob es aber darauf hinweist, daß auch hier, wie bei Versuch 1, einige Male die *f. calycanthema* entstand, wo die *f. typica* zu erwarten war, oder darauf, daß die eine Verbindung (*Typ.* + *Calyc.*) leichter gelingt, bleibt einstweilen unentschieden. Da sich die Heterozygote nicht künstlich mit dem Pollen des rezessiven Elters bestäuben läßt, ist ein direkter Beweis zurzeit ausgeschlossen.

Wenn die *f. calycanthema* stets nur taugliche Pollenkörner, aber gar keine tauglichen Samenanlagen hervorbringen würde, (was ja nicht immer zutrifft), so würde sie nur als Keimzelle rein existieren, man würde sie vegetativ nur im Bastard mit der *f. typica* kennen, und das nur, weil sie dominiert. Und, was im vorhergehenden über die *f. calycanthema* mitgeteilt wurde, bezieht sich jedenfalls vorwiegend auf solche Bastarde. Wäre die *Calycanthema*-Anlage rezessiv, so würde man dann von ihrer Existenz überhaupt gar nichts wissen.

II. *Mimulus tigrinus* Hort.[1]) *f. typ.* + *f. calycanthemus.*

1. Die *Calycanthemus*-Sippe.

Nach Penzig[2]) hat Morren[3]) zuerst die *Calycanthemus*-Sippe beschrieben, später haben sich Alexander Braun[4]), J. Römer[5]) und vor allem F. Hildebrand[6]) mit ihr befaßt. Sie ist von verschiedenen Rassen aus der Verwandtschaft des *M. luteus* bekannt und wird von den Gärtnern „*f. duplex*" genannt. Wir werden im folgenden jedoch die Bezeichnung *f. calycanthemus* benutzen.

Der Grad, bis zu welchem der Kelch petaloid ausgebildet ist, schwankt auch hier sehr stark von Individuum zu Individuum. Dabei zeigt sich außerdem bei der einzelnen Blüte entsprechend ihrem übrigen symmetrischen Bau eine deutliche Zygomorphie, so, daß die untere, aus zwei Blättern gebildete Hälfte bevorzugt ist (wie schon Hildebrand fand), und der mediane obere Kelchzahn, der bei den Scrophulariaceen ja die Tendenz zum Schwinden hat, am längsten grün bleibt. In einzelnen Fällen ist, ganz im Gegensatz zu der Parallelform der *Campanula medium*, die Umbildung so gering, daß die Unterscheidung von der *f. typicus* Schwierigkeiten macht oder kaum möglich ist[7]). Dann muß man stets die ersten, untersten Blüten untersuchen, denn die Umbildung der Kelche nimmt periodisch von unten nach oben hin ab, und die zuerst gebildeten *Calycanthemus*-Blüten sind die schönsten[8]). Wie

---

1) *Mimulus tigrinus* Hort. ist eine hybride Gartenform aus der Sippe des *M. luteus* L. sens. lat.

2) Penzig, O., Pflanzenteratologie, Bd. II, p. 205.

3) Morren, Ch., Clusia; receuil d'observations de teratologie végétale, p. 116. Liège 1852—1872. (Zitiert nach Penzig, a. a. O.)

4) Braun, A., in Sitzber. d. Ges. Naturf. Freunde in Berlin, 20. Juli 1869 (zitiert nach Penzig, a. a. O.).

5) Römer, J., Verhandl. u. Mitteil. d. siebenb. Vereins f. Naturw. in Hermannstadt, XXIX. Jahrg., p. 107 (1879). Diese kurze Notiz enthält nichts bemerkenswertes als die Angabe, daß die einzige beobachtete *Calycanthemus*-Pflanze von einer gewöhnlichen Mutterpflanze stammte. Sie muß nach dem folgenden also ein Bastard gewesen sein.

6) Hildebrand, F., Über die Zunahme des Schauapparates (Füllung) bei Blüten. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVII, p. 626 (1886).

7) Es hängt das gewiß damit zusammen, daß sich schon der normale *Mimulus*-Kelch in seinem Bau wesentlich vom Laubblatt entfernt und dem Blumenblatt nähert.

8) Hier liegt also eine „halbe" Periode vor und zwar eine „abnehmende", wie sie T. Tammes nur für die Ascidien der Laubblätter der *Tilia parvifolia* festgestellt hat (a. a. O., p. 147).

weit die Existenz erblich fixierter Sippen und äußere Einflüsse (Ernährung) an diesen und den gleich zu besprechenden individuellen Verschiedenheiten schuld sind, müssen auch hier erst weitere Untersuchungen zeigen (vgl. auch die Anm. auf p. 478).

Bei der Umbildung verändert der Kelch seine Form in verschiedener, aber für das Individuum ziemlich konstanter Weise. So kann er die Blumenkronröhre röhrenförmig umschließen, sich dann in fünf große, annähernd wagrecht abstehende Zipfel teilen und so die Form der Blumenkrone annehmen (Taf. V, Fig. 6); er kann aber auch trichterförmig weit abstehen, mit relativ kleinen Zipfeln.

Auch bei *Mimulus* beschränkt sich die Veränderung, die der Kelch erfährt, nicht auf die Farbe und Form, sondern trifft den Bau des Organs bis ins einzelne. So werden die stark welligen, relativ großen Epidermiszellen der Kelchinnenseite schwach wellig und kleiner, dafür aber stark papillös ausgezogen; die etwas welligen Epidermiszellen der Kelchaußenseite werden stark wellig. Die Spaltöffnungen, die auf der Innenseite des Kelches ziemlich reichlich, auf der Außenseite reichlich vorhanden sind, verschwinden ganz, ebenso die kurzen, spitzen, vorwärts gerichteten Stachelhaare der Innenseite und die ganz kurzen, spitzlichen Warzen der Außenseite; dafür treten auf der Innenfläche lange, schwach keulenförmige, zartwandige, einzellige Haare mit streifiger Kutikula auf, usw. Das Schwammparenchym, das auch beim Kelch schon zwischen den beiden Epidermen liegt, wird zarter. Kurz, das Kelchblatt nimmt vollkommen den Bau des Blumenblattes an. Natürlich sind auch hier die unveränderten Kelchteile von den umgewandelten nicht scharf abgesetzt, gehen vielmehr allmählich in diese über[1]).

Bei einem Teil der untersuchten *Calycanthemus*-Individuen war das Gynaeceum mißbildet, zB. die beiden Karpelle isoliert und vergrünt. Solche Pflanzen waren natürlich steril, obschon ihr Androeceum tadellos ausgebildet war, und ihr Pollen normale Stempel ganz gut befruchten konnte (Versuch 2, p. 478). Sehr

1) Es wurden Exemplare mit normalem und *Calycanthemus*-Kelch derselben Farbenrasse verglichen. Beim Laubblatt ist die Epidermis der Unterseite stark wellig, auffallenderweise verhält sich hierin der Kelch also gerade umgekehrt und die Blumenkrone wie das Laubblatt. Im übrigen zeigt auch der normale Kelch Züge, die an die Blumenkrone erinnern, so in seiner starken Färbung, oft in Form von Tupfen, und in der Rückbildung des Assimilationsgewebes.

viele *Calycanthemus*-Individuen hatten aber ein ganz normales Gynaeceum, und es ist mir keines vorgekommen, das dann nicht auch normale Kapseln produziert hätte. Ich gewann durchaus den Eindruck, als ob die Mißbildung des Fruchtknotens und die Umwandlung des Kelches hier in keinem oder doch keinem engeren Zusammenhang stünden[1]). In diesem Punkt unterscheidet sich also die *f. calycanthemus* des *Mimulus* wesentlich von der Parallelform der *Campanula medium*. Es hängt das wohl, wie schon betont wurde, damit zusammen, daß bei *Mimulus* der Fruchtknoten oberständig ist.

Daß *Mimulus tigrinus f. typicus* früher einmal wie *M. tig. f. calycanthemus* ausgesehen hat, ist also nicht durch physiologische Gründe ausgeschlossen; die morphologischen Erwägungen müssen aber hier, so gut wie bei der Parallelform der *Campanula medium*, zu einer Verwerfung dieser Annahme führen.

2. Der Bastard *Mimulus tigrinus f. typicus* + *f. calycanthemus*.

Für die Versuche wählte ich zwei Sippen, die sich außer durch die Ausbildung des Kelches auch durch die Blütenfarbe unterschieden. Die Krone der einen, „*M. tigrinus albus*", war auf sehr blaßgelbem, fast weißem Grunde verschieden stark rot gefleckt; der Kelch war stets normal. Die Krone der andern, „*M. tigrinus duplex*", trug auf einem meist intensiv gelben Grunde rote Flecken; soweit die Kelche petaloid ausgebildet waren, waren sie in gleicher Weise gefärbt. Das war zwar bei der Mehrzahl der Individuen der Fall, einige wenige hatten aber den normalen Kelch. (Die Zahlen wurden nicht genauer festgestellt, weil ja die Herkunft der Samen doch nicht bekannt war).

Für die Bastardierungen wurden 1903 die Blüten rechtzeitig in bestimmter Weise hergerichtet. Es wurde nämlich kurz vor dem Öffnen, wenn die Antheren noch geschlossen waren, die Kronröhre etwas aufgeschlitzt, meist auf der Oberseite, und der Griffel mit der Narbe durch den Spalt, der etwas kürzer war, aus der Blüte herausgezogen. Obwohl die Griffelspitze die ihr so gegebene Lage beizubehalten pflegte, wurde noch durch eine Ringschleife aus feinem Bast, die um die Kronröhre gelegt wurde, dafür gesorgt, daß der Schlitz geschlossen blieb, und die Narbe nicht wieder in die Blüte schlüpfen konnte. So behandelte Blüten setzten, sich

1) F. Hildebrand, a. a. O., p. 624, hatte dagegen „in fast allen Fällen eine große Umänderung der Geschlechtsorgane in sehr verschiedener Art" gefunden.

selbst überlassen, auch im Freien keine Früchte an, weil durch diese künstliche „Herkogamie“ sowohl die Selbstbestäubung als ein wirksamer Insektenbesuch unmöglich gemacht war. Am folgenden Tage wurde dann der zur Befruchtung bestimmte Pollen auf die Narbe übertragen.

Diese Methode, die ich zuerst bei *Petunia* mit gutem Erfolg angewendet habe, hat den Vorteil, daß bei zarten oder sehr klebrigen Objekten die Anwendung eines Gazesackes zum Schützen der kastrierten und bestäubten Blüten wegfällt, und daß der Pollen derselben Blüte ohne weiteres zu Bestäubungen, eventuell zur Selbstbestäubung, verwendet werden kann.

Für jeden Versuch wurde je ein Exemplar jeder der Sippen benützt, nur Versuch II macht davon eine Ausnahme.

Die Samen wurden 1904 ausgesät und die jungen Pflanzen in große Töpfe pikiert, etwa acht in jeden. Die einzelnen Pflanzen wurden, womöglich sobald sich die ersten Blüten zeigten, registriert und, wenn sie nicht zu Versuchen dienen sollten, entfernt (ausgestochen). Die Abschätzung der „Güte“ der *Calycanthema*-Individuen bei den folgenden Versuchen ist so objektiv wie nur möglich, da erst zum Schluß das Fazit aus all den einzelnen Aufzeichnungen gezogen wurde; trotzdem zeigt sich die variable Ausbildung des *Calycanthemus* meist in einer deutlichen, oft auffällig regelmäßigen Oszillation um einen Mittelwert.

I. Versuch.

Mimulus tigrinus f. albus, bestäubt mit Pollen von *M. tigrinus f. calycanthemus*, „schön“, mit normalem Gynaeceum.

Von den 132 aufgezogenen Pflanzen hatten 3 (2,3%) den gewöhnlichen Kelch, zur *f. calycanthemus* gehörten 129, die außerdem an ihrer intermediären, aber sehr variabeln Grundfärbung als Bastarde zu erkennen waren und in folgender Weise klassifiziert wurden:

Kelch nur spurenweise petaloid . .	2	Ex.
schlechter *Calycanthemus*	16	„
ziemlich schlechter *Calycanthemus* .	47	„
ziemlich schöner *Calycanthemus* .	43	„
schöner *Calycanthemus*	16	„
sehr schöner *Calycanthemus* . . .	5	„

Von den 3 Pflanzen mit einfachem Kelch waren 2 an der Farbe der Krone als Bastarde zu erkennen, eine hatte jedoch ganz

die Farbe des *M. tig. albus* und war wohl sicher durch Selbstbefruchtung entstanden.

II. Versuch.

***Mimulus tigrinus f. albus*, bestäubt mit dem Pollen eines Exemplares von *M. tig. f. calycanthemus*, „schön", das ein monströses Gynaeceum besaß und völlig steril war.**

Von den 211 aufgezogenen Pflanzen hatte eine (= 0,47 %) den gewöhnlichen Kelch, 210 waren *f. calycanthemus*. Wieder war auch an der zwischen gelblich und hellgelb schwankenden Grundfarbe der Blüten die gelungene Bastardierung zu erkennen. Die Exemplare wurden in folgender Weise klassifiziert:

Kelche nur spurenweise petaloid	2	Ex.
schlechter *Calycanthemus*	22	„
ziemlich schlechter *Calycanthemus*	55	„
ziemlich schöner *Calycanthemus*	83	„
schöner *Calycanthemus*	27	„
sehr schöner *Calycanthemus*	21	„

Das eine Exemplar mit normalem Kelch blühte mit gelblicher, nicht gelblichweißer Grundfarbe, muß also wohl ein Bastard gewesen sein.

Für diesen Versuch waren im Freien an einzelnen Individuen der Sippe *albus* eine Anzahl Blüten in der oben (p. 476) angegebenen Weise präpariert und nicht geschützt worden; das Ergebnis zeigt die Brauchbarkeit der Methode. Für die übrigen Versuche standen die Pflanzen in einem Gewächshaus.

III. Versuch.

***Mimulus tigrinus f. albus*, bestäubt mit dem Pollen eines „schlechten" Exemplares des *M. tig. f. calycanthemus* (mit normalem Gynaeceum).**

Von den 119 Pflanzen, die aufgezogen wurden, hatten 58 (= 49 %) den normalen Kelch und 61 (= 51 %) den petaloiden. Alle waren wieder an der mehr oder weniger stärker gelben Grundfarbe der Blumenkronen als Bastarde zu erkennen. Die zur *f. calycanthemus* gehörigen Pflanzen wurden in folgender Weise klassifiziert[1]).

[1]) Vergleicht man das Ergebnis von Vers. III, für den ein „schlechter" *Calycanthemus* verwendet wurde, mit dem von Vers. I, II und IV, für die „schöner" benutzt wurde, so wird die Existenz verschieden stark calycanther, erblich fixierter Sippen sehr wahrscheinlich.

Kelch nur spurenweise petaloid . .	1	Ex.
schlechter *Calycanthemus*	7	„
ziemlich schlechter *Calycanthemus* .	13	„
ziemlich schöner *Calycanthemus* . .	29	„
schöner *Calycanthemus*	11	„
sehr schöner *Calycanthemus* . . .	—	„

IV. Versuch.

Mimulus tigrinus f. calycanthemus, „schön", bestäubt mit dem Pollen von *M. tig. f. albus.*

Es wurden 105 Pflanzen aufgezogen, von denen 54 (= 51%) den normalen Kelch besaßen, und 51 (= 49%) zur *f. calycanthemus* gehörten. Diese 51 Exemplare wurden in folgender Weise klassifiziert:

Kelch nur spurenweise petaloid . .	2	Ex.
schlechter *Calycanthemus*	1	„
ziemlich schlechter *Calycanthemus* .	2	„
ziemlich schöner *Calycanthemus* . .	11	„
schöner *Calycanthemus*	17	„
sehr schöner *Calycanthemus* . . .	18	„

V. Versuch.

Mimulus tigrinus f. calycanthemus, eines der Individuen mit normalem Kelch, welche aus den gekauften *Calycanthemus*-Samen neben vielen Individuen mit petaloidem Kelch gezogen worden waren (p. 476); selbstbestäubt.

Es wurden 49 Pflanzen aufgezogen. 46 hatten ganz normale Kelche, 3 waren jedoch *f. calycanthemus*, und zwar 2 „ziemlich schöner" und 1 sogar „sehr schöner". An der Färbung der Blüten waren diese 3 Individuen nicht als Eindringlinge erkennbar.

Wenn wir zunächst von einzelnen Ausnahmen absehen, stimmt das Ergebnis der fünf Versuche ganz zu der Annahme, daß auch bei *Mimulus* der *Calycanthemus*-Kelch über den normalen Kelch dominiert, also das anomale, neue Merkmal über das alte, daß die betreffenden Anlagen ein Paar bilden, und daß dieses typisch spaltet. Versuch I und II zeigen die erste Generation des Bastardes, die, in verschiedener Ausbildung, den petaloiden Kelch zeigt. Bei Versuch III und IV waren die verwendeten Individuen der *f.*

calycanthemus nicht rein, sondern selbst schon Bastarde, Heterozygoten, entstanden aus der *Calycanthemus*-Sippe und der typischen Sippe, so daß die Hälfte der Pollenkörner (Vers. III), resp. Eizellen (Vers. IV) die eine Anlage, die Hälfte die andere Anlage enthielt, und so die Hälfte der Nachkommen den normalen, die Hälfte den petaloiden Kelch zeigen mußte (weil beide Male das andere Elter den rezessiven Charakter besaß). Die Individuen mit normalem Kelche endlich, die bei der ersten Aussaat (p. 476) unter den *Calycanthemus*-Pflanzen auftraten, mußten dann Homozygoten mit dem rezessiven Merkmal sein, die in der vorigen Generation aus solchen Heterozygoten, wie sie Versuch III und IV kennen lehrte, durch Selbstbestäubung hervorgegangen waren; Versuch V zeigt ihre Nachkommenschaft: sie ist (annähernd) konstant.

Dies Bild wird, wie bei den parallelen Versuchen mit *Campanula medium*, etwas getrübt durch das Auftreten einzelner abweichender Individuen fast in jedem Versuch. Einerseits fanden wir Individuen mit normalem Kelch unter lauter *Calycanthemus* (Vers. I: 2,3 %, Vers. II: 0,47 %), anderseits *Calycanthemus* unter lauter Individuen mit typischem Kelch (Vers. V: 6 %). Bei Versuch III und IV konnten sich derartige Ausnahmen naturgemäß nicht verraten: sie mögen trotzdem versteckt vorhanden gewesen sein. Vielleicht sind die Exemplare mit normalem Kelch bei Vers. I und II aber gar keine richtigen Ausnahmen, sondern nur extrem schlechte *Calycanthemus*-Exemplare; auch ist es möglich, wenngleich nicht wahrscheinlich, daß Versehen unterlaufen sind. Ehe deshalb bei einer Wiederholung diese Möglichkeit ganz ausgeschlossen ist, will ich auf die Ausnahmen noch nicht näher eingehen. Da die Versuche so wie so fortgesetzt werden, wird sich in einiger Zeit Gelegenheit geben, auch darauf zurückzukommen[1]).

Die Ergebnisse.

Sehen wir von den eben genannten einzelnen, in ihrer Bedeutung noch zweifelhaften Individuen ab, so können wir zusammenfassend sagen:

Sowohl bei *Campanula medium* als bei *Mimulus tigrinus* haben die Versuche ergeben, daß beim Bastard

---

1) Ich will nur anmerkungsweise hervorheben, daß das „Spalten" der Heterozygoten die Annahme ausschließt, es handle sich um „Mutationskreuzungen" im Sinne de Vries' (Mutationstheorie, Bd. II, p. 396).

1. der anomale, petaloide Kelch über den normalen Kelch dominiert,

2. die Nachkommenschaft spaltet, also

3. die sicher neu, progressiv entstandene Anlage für die Anomalie über die alte Anlage für den normalen Zustand dominiert und mit derselben ein wirkliches Paar bildet.

Das Verhalten ist also ganz das gleiche, wie bei den früher erwähnten Hühnerbastarden Batesons[1]) (vgl. p. 462).

Man könnte der Theorie der unisexuellen und bisexuellen Vererbung zu Liebe in den normalen Sippen, in unseren Fällen also jenen mit grünem Kelch, eine latente *Calycanthema*-Anlage annehmen, mit der die aktive der calycanthen Sippen ein Anlagenpaar im Sinne de Vries' bilden würde. Daß diese Latenz auf retrogressivem Wege aus der aktiven *Calycanthema*-Anlage zustande gekommen sei, die *f. typica* also eine retrogressive Mutante der *f. calycanthema* wäre, ist nach dem früher (p. 467) angeführten ganz ausgeschlossen. Es bliebe also nur die Annahme übrig, es handle sich bei der *f. typica* um die Latenz der *Calycanthema*-Anlage in der Prämutationszeit, in der Zeit vor dem Sichtbarwerden[2]). Dafür, daß sich die *f. typica* allgemein in diesem „mutabeln" Zustand befindet, haben wir aber keine Anhaltspunkte. Dann zeigen die entsprechenden, von de Vries studierten Bastarde der *Oenothera* (wo die Mutterart *O. Lamarckiana* mit ihrer „mutablen" Anlage und die Mutante mit ihrer aktiven Anlage verbunden wurden), bekanntlich ein ganz anderes Verhalten, „spalten" vor allem nicht. Endlich kann ja auf diesem Wege jede progressive Mutation in eine retrogressive umgewandelt werden, wenn es gerade

---

1) Neuerdings gibt Bateson an (Adress to the Zoolog. Section; Brit. Assoc. f. the Adv. of Science, Cambridge 1904, p. 11 des S.-A.), daß der Fuß mit der Extrazehe ausnahmsweise rezessiv sein kann. Bei dem weiteren, dort angegebenen Fall, in dem ein phylogenetisch neueres Merkmal dominiert (braunbrüstiger *Gallus bankiva* gegenüber schwarzbrüstigem) entzieht sich meiner Beurteilung, ob das neue Merkmal absolut sicher auch das höherstehende ist. [Das gilt auch für den Fall beim Meerschweinchen, den Castle in einer erst während der Drucklegung mir zugekommenen Abhandlung (Heredity of Coat Charakters in Guinea-Pigs and Rabbits, Papers of the Station for Experimental Evolution at Cold Spring Harbor, New York, No. 2, Febr. 05) beschrieben hat (Dominanz der rosettenartigen Behaarung über die glatte).]

2) Die „Prämutationszeit" ist schon von Nägeli (Mechan.-physiol. Theorie der Abstammungslehre, p. 183 u. f.) eingehend erörtert worden, den Namen hat aber bekanntlich erst de Vries geschaffen.

wünschenswert erscheint. Auch dieser letzte Ausweg scheint mir deshalb verschlossen zu sein.

Die Zahl der Ausnahmen von der Regel, daß nur retrogressiv (oder degressiv) entstandene Sippen mit ihren Stammformen mendelnde Bastarde bilden, wird sich leicht vergrößern lassen, wenn das gegenseitige Verhältnis der Sippen auch nicht immer so klar liegt, wie bei den von uns untersuchten Fällen. So dürfte auch der von de Vries studierte mendelnde Bastard zwischen der von ihm entdeckten *Oenothera brevistylis* und der (dominierenden) *O. Lamarckiana* hierher gehören. Wenn er den Merkmalskomplex, der die *O. brevistylis* charakterisiert, durch Latentwerden der korrespondierenden Merkmale der *O. Lamarckiana* zustande kommen läßt, so leuchtet das für den halboberständigen Fruchtknoten der *O. brevistylis* ja sehr ein; die damit verbundene, fast vollkommene Sterilität des Gynaeceums zeigt aber doch wohl, daß die *O. Lamarckiana* früher nie wirklich so ausgesehen haben kann, wie die *O. brevistylis* jetzt aussieht, und das müßte sie doch, falls die *O. brevistylis* nur durch Latentwerden aktiver Anlagen der *O. Lamarckiana* oder das Aktivwerden latenter zustande gekommen wäre. — Auch die Blütenfüllungen dürften hierher gehören.

Die Dominanz des petaloiden Kelches über den normalen lehrt ferner, daß das phylogenetisch jüngere Merkmal über das ältere dominieren kann, daß also die Regel, die das ältere dominieren läßt, nicht allgemein gültig sein kann, obschon es ja sicher ist, daß sie in vielen anderen Fällen gilt. Es läßt sich nun unschwer eine Formel finden, die beiderlei Verhalten in sich begreift.

Wenn wir die phylogenetische Entwicklung als ein Ansteigen vom Einfacheren zum Komplizierteren auffassen dürfen — und die reduzierten Sippen bilden ja nur scheinbare Ausnahmen —, können wir nämlich sagen: Das Merkmal der höher stehenden Sippe dominiert über das korrespondierende Merkmal der tiefer stehenden. Wir vermeiden damit alle Zweideutigkeit, die in der Unterscheidung von „neuer“ und „jünger“ liegen würde.

Entsteht eine Sippe progressiv, so ist das neue Merkmal zugleich das höher stehende, entsteht sie retrogressiv (oder degressiv) durch Latentwerden eines aktiven Merkmales (oder Aktivwerden eines latenten), so ist das neue Merkmal das phylogenetisch tiefer stehende[1]). Ist nun das neue Merkmal nach

1) Vgl. dazu die Anmerkung 5 auf p. 460.

progressiver Sippenbildung dominierend, nach retrogressiver (oder degressiver) rezessiv, so dominiert eben im Grunde stets dasselbe Merkmal, das höher stehende (jüngere), und das tiefer stehende ist rezessiv. — Dabei erhalten wir im sogenannten „biogenetischen Grundgesetz“ ein Mittel zur Bestimmung des gegenseitigen Alters und damit des gegenseitigen Verhaltens, das, so unsicher es auch sein mag, doch immer noch besser ist als der Zirkelschluß: Ein Merkmal ist rezessiv, weil es retrogressiv entstanden ist, und: Ein Merkmal ist retrogressiv entstanden, weil es rezessiv ist.

Die neue Formel schließt alle Fälle, die zu der alten wirklich stimmen, in sich, und dazu Ausnahmen, wie die in dieser Arbeit neu festgestellten; ferner das Dominieren der *f. typica* über die *f. cryptosperma* beim Mais, der *Datura Tatula* über die *D. Stramonium*, der Kapuze der Löffelgerste, des Fußes mit der Extrazehe und der anomalen Kämme bei den Hühnerbastarden Batesons (p. 459). Ein Teil der Fälle scheint sich aber auch ihr nicht fügen zu wollen. So dominiert zB. bei den Endospermbastarden der *Zea Mays* das Merkmal „Stärke“ über das Merkmal „Dextrin“, obschon es wohl unzweifelhaft ist, daß der Stärkegehalt des Endosperms das ältere, der Dextringehalt das jüngere Merkmal ist. Daß das ontogenetisch so ist, habe ich seinerzeit gezeigt[1]), und auch phylogenetisch läßt sich kaum etwas anderes annehmen, obwohl man bis jetzt die „Defarination“ der „Depigmentation“ und „Denudation“ gleich gestellt hat[2]). Eine andere Ausnahme bildet der Bastard *Chelidonium majus* + *C. laciniatum*[3]), in dem *C. laciniatum* rezessiv ist, obwohl es kaum als Rückschlag aufgefaßt werden kann, oder der Bastard *Polemonium coeruleum f. album* + *P. flavum*[4]), wo die gelbe Färbung der *Flavum*-Blumenkrone rezessiv ist[5]).

1) Correns, C., Bastarde zwischen Maisrassen usw. Bibl. Botan., Heft 53, p. 89 (1901).

2) de Vries, H., zB. Mutationstheorie, Bd. II, p. 147 (1903).

3) de Vries, H., zB. Mutationstheorie, Bd. II, p. 156 (1903). Der Erklärungsversuch auf p. 203, *Ch. majus* sei gleich *Ch. laciniatum* plus einem unbekannten Faktor, ändert hieran nichts, denn auch so bliebe *Ch. laciniatum* ein Durchgangsstadium für *Ch. majus*, also älter (tieferstehend).

4) Correns, C., Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale usw. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XXI, p. 198 (1903).

5) Wie weit die Merkmale, die Standfuß (p. 458) bei seinen Schmetterlingsbastarden untersuchte, als progressiv oder retrogressiv entstanden aufzufassen sind, wie weit seine Befunde also zu der neuen Formel stimmen oder nicht, entzieht sich meiner Beurteilung.

Die neue Formel ist also vielleicht nichts als eine weitere Annäherung an die allgemein gültige. Denn daß ein Gesetz bestimmt, welches Merkmal dominiert, unterliegt mir so wenig einem Zweifel, als daß ein solches das Spalten oder Nichtspalten bestimmt, — wenn wir es auch nicht kennen.

Leipzig, Botanisches Institut, 22. Januar 1905.

Figuren-Erklärung.

Tafel V.

Sämtliche Figuren sind auf 3/4 der Naturgröße verkleinert; die Färbung der Kronen und petaloiden Kelchteile wurde als belanglos weggelassen.

Figur 1—5: *Campanula medium.*

Figur 1. *C. medium f. typica.*
Figur 2. *C. m. f. calycanthema,* „ziemlich schlecht“.
Figur 3. *C. m. f. calycanthema,* „ziemlich gut“.
Figur 4. *C. m. f. calycanthema,* „gut“.
Figur 5. *C. m. f. calycanthema,* „sehr schön“.

Figur 6: *Mimulus luteus.*

Figur 6. *M. (luteus) tigrinus calycanthemus,* „schön“.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band XLI.

Untersuchungen über einige Fungi imperfecti und die zugehörigen Ascomycetenformen. I u. II.

Von

H. Klebahn.

Mit 75 Textfiguren.

Es entspricht einer zweifellos richtigen Annahme, daß die sogenannten *Fungi imperfecti* nicht selbständige Pilze, sondern nur Entwicklungszustände von höheren Pilzen, in der Regel von Ascomyceten sind, wenn sich auch manche unter ihnen finden mögen, welche die Eigenschaft, eine höhere Fruchtform zu bilden, entweder wieder verloren oder überhaupt nicht erworben haben. Aber im Verhältnis zu der Gesamtzahl der *Fungi imperfecti* ist die Zahl derjenigen, für welche der Zusammenhang mit einer höheren Fruchtform, sei es durch einfache Verfolgung der Entwicklung des Pilzes unter seinen natürlichen Verhältnissen, sei es durch mühsame Untersuchung in künstlicher Kultur, sichergestellt oder wenigstens wahrscheinlich gemacht worden ist, eine recht geringe, und man ist noch weit davon entfernt, auf Grund der bekannt gewordenen Zusammenhänge Grundsätze für ein natürliches System der *Fungi imperfecti* aufstellen zu können. Nicht wenige *Fungi imperfecti* nehmen als Erreger von Pflanzenkrankheiten noch ein besonderes wissenschaftliches und manchmal auch ein praktisches Interesse in Anspruch, und gerade von diesen kennt man bisher nur in wenigen Fällen die höheren Fruchtformen mit Sicherheit.

Es schien mir daher eine dankbare Aufgabe zu sein, der Auffindung der Ascosporenformen schmarotzender *Fungi imperfecti* Untersuchungen zu widmen und dabei die Erfahrungen zu verwerten, die ich durch jahrelang fortgesetzte Infektionsversuche mit Rostpilzen gewonnen habe. Neben den Methoden der Infektion mußten

dabei die bewährten Methoden der Reinkultur ausgedehnte Anwendung finden. Schon der Umstand, daß die meisten Ascomyceten sich leicht auf künstlichem Nährboden züchten lassen, nötigt dazu, ihr Verhalten außerhalb des Wirtes zu verfolgen. Sodann aber vermag die Reinkultur auch wichtige Aufschlüsse im Sinne der vorliegenden Aufgaben zu geben, die Resultate des Infektionsversuchs zu bestätigen und denselben in solchen Fällen, wo die Infektion auf Schwierigkeiten stößt, mehr oder weniger zu ersetzen.

Über die Ergebnisse dieser Untersuchungen soll in einer Reihe aufeinander folgender Einzelbearbeitungen berichtet werden, von denen die beiden ersten hiermit vorliegen. Ein voraufgeschickter Abschnitt enthält eine Darstellung der angewandten Methoden.

Es sei mir noch gestattet, an dieser Stelle den Herren J. A. Bäumler (Preßburg), J. Beauverie (Lyon), C. Massalongo (Ferrara), C. A. J. A. Oudemans (Arnhem), Ch. H. Peck (Albany), P. A. Saccardo (Padua), C. Brick, W. Cordes, M. Dennstedt, W. P. Dunbar, O. Jaap, J. Kister, H. C. Plaut, F. Voigtländer, E. Zacharias (Hamburg), von denen ich in verschiedener Weise wertvolle Unterstützung erhielt, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Untersuchungsmethoden.

Für die Einführung in die Methoden der Reinkultur bin ich Herrn Prof. Dr. W. P. Dunbar, Direktor des Hygienischen Instituts in Hamburg, zu Dank verpflichtet, der mir längere Zeit hindurch einen Arbeitsplatz in diesem Institut zur Verfügung stellte, und namentlich Herrn Dr. J. Kister, Abteilungsvorsteher am Hygienischen Institut, der mich mit den Einzelheiten bekannt machte und zeitweilig auch während meiner Abwesenheit die Kulturen in Pflege nahm. Mehrere wertvolle Winke speziell in bezug auf die Kultur von Eumyceten verdanke ich auch Herrn Dr. med. H. C. Plaut in Hamburg.

Nachdem ich die Arbeit zunächst nach den gewöhnlichen in der Bakteriologie gebräuchlichen Methoden begonnen hatte, ergab sich bald, daß sowohl diese Methoden wie insbesondere auch die gewöhnlich verwandten neutralen oder schwach alkalischen Nährböden, insbesondere Gelatinenährböden, für die Gewinnung und Erhaltung von Reinkulturen meiner Pilze nicht die zweckmäßigsten

waren, und es erwies sich als notwendig, die Arbeitsmethoden in entsprechender Weise zu modifizieren, sowie namentlich den mikroskopischen Nachweis des Ausgehens von einer einzigen und bestimmten Spore zu ermöglichen.

Als Nährboden verwandte ich hauptsächlich Agar unter Zusatz von Nährlösungen. Von Gelatine sah ich ab, weil dieser Stoff durch viele Bakterien und auch durch manche Pilze verflüssigt wird. Als Zusatz diente entweder Pflaumendekokt, eine für zahlreiche Pilze sehr geeignete Nährlösung, oder eine Abkochung der Blätter derjenigen Pflanze, auf welcher der zu untersuchende Pilz lebt. Von den Dekokten der Nährpflanzen kann man vermuten, daß sie Stoffe enthalten, die den betreffenden Pilzen willkommen sind, oder die die Entwicklung anderer Organismen hemmen, und es wurden durch Verwendung derselben in der Regel gute Resultate und charakteristische Entwicklungen der Pilze erhalten, wenngleich sich die Pilze vielfach auch auf andern Substraten kultivieren lassen, fast immer dann, wenn sie bereits in Reinkultur erhalten sind.

Die chemische Natur der Pflanzendekokte ist natürlich unbekannt. Darin liegt eine gewisse Unbestimmtheit dieser Kulturmethode. Es wäre erwünscht gewesen, mit Nährböden von genau bekannter Zusammensetzung zu arbeiten. Indessen wurden in mykologischer Beziehung befriedigende Resultate erhalten, und die Ergründung der physiologischen Verhältnisse gehörte zunächst nicht zu den Aufgaben, die ich mir gestellt hatte.

Eine gemeinsame Eigenschaft dieser Dekokte ist übrigens leicht festzustellen und zugleich wichtig; sie haben nämlich sämtlich einen gewissen Gehalt an Säure, und dieser wurde bei der Herstellung der Nährböden in der Regel nicht neutralisiert. Der saure Nährboden hat den Vorzug, daß er die Entwicklung der Bakterien hemmt, die auf neutralem oder schwach alkalischem Nährboden sehr bald alles andere überwuchern. Dies ist für die erste Gewinnung von Reinkulturen von Wichtigkeit, da es nicht immer möglich ist, völlig reines Aussaatmaterial zu verwenden. Die Pilze lieben oder ertragen einen gewissen Grad von Säure. Auf saurem Nährboden wachsen die Bakterien gar nicht oder schlecht, und es gelingt dem Pilze nicht selten, wenn er ein einigermaßen rasch wachsendes Mycel besitzt, dem Bereiche der Bakterien zu entfliehen. Eine andere Schwierigkeit ist allerdings auf diesem Wege nicht auszuschließen, nämlich die Störung durch die gewöhnlichen Schimmelpilze, die auch auf stark saurem Substrat noch üppig

gedeihen. Gegen diese kann ich sichere Mittel bisher nicht angeben. Wo ihre Sporen dem Aussaatmaterial beigemischt zu sein pflegen, muß man tunlichst von einer einzigen Spore ausgehen und größte Sorgfalt walten lassen. Die Schimmelmycelien wachsen so rasch, daß Reinkulturen, in die sich zufällig ein Schimmelpilz eingeschlichen hat, nur selten zu retten sind.

Die Herstellung eines klar filtrierten Agarnährbodens ist keineswegs eine angenehme Arbeit. Auch siedend heiß geht die dickliche Flüssigkeit sehr schwer durch das Filter und verstopft die Poren desselben in kürzester Zeit. Ich begrüße es daher mit Freude, ein Verfahren empfehlen zu können, das in dem Traité pratique de Bactériologie von E. Macé[1]) enthalten ist, dessen Mitteilung ich Herrn Dr. H. C. Plaut verdanke:

10 g Agar werden zunächst 24 Stunden in 500 ccm Wasser mit 6 ccm reiner Salzsäure eingeweicht, dann längere Zeit mit viel reinem Wasser ausgewaschen. Hierauf wird die Agarmasse abermals 24 Stunden mit einer Mischung von 500 ccm Wasser und 6 ccm Ammoniak behandelt und dann wieder sorgfältig mit Wasser gewaschen. Jetzt kann der Agar direkt mit soviel Wasser und Nährlösung versetzt werden, daß nach dem Kochen ein Nährboden von der gewünschten Konsistenz entsteht (2–4% Agar). Als vorteilhafter habe ich es gefunden, ein größeres Quantum Agar nach dem angegebenen Verfahren zuzubereiten, wieder zu trocknen (auf Filtrierpapier auszubreiten) und bis zur gelegentlichen Verwendung aufzubewahren. Der auf diese Weise zubereitete Agar löst sich (auch nach dem Trocknen) sehr schnell in kochendem Wasser auf und geht dann verhältnismäßig sehr leicht durch das Filter; es genügt die Anwendung eines gewöhnlichen Heiztrichters, und man erhält ein schön klares Produkt.

Bei der Herstellung des Pflaumendekoktagars ergaben sich insofern Schwierigkeiten, als derselbe nach dem Sterilisieren sehr häufig nicht wieder fest, sondern breiig wurde. Der starke Säuregehalt des Pflaumendekokts scheint die Ursache zu sein. Ich habe daher später die Säure teilweise durch Natrium bicarbonicum abgestumpft und auf diese Weise gute Resultate erhalten.

Unter Umständen kann es vorteilhaft sein, sterilisierte Pflanzenteile als Nährboden zu verwenden. Ich habe den Platanenpilz auf

1) Paris (Baillière) 1889, p. 150.

sterilisierten Platanenblättern, einige an anderer Stelle[1]) besprochene Tulpenpilze auf sterilisierten Tulpenzwiebeln zu guter Entwicklung gebracht. Auch auf sterilisierten Kartoffeln wurden einige der hier erwähnten Pilze kultiviert.

Das Sterilisieren der Nährböden ließ ich anfangs im Hygienischen Institut im Autoklaven vornehmen; später habe ich dazu mit vollständig ausreichendem Erfolg den einfachen Soxhlet-Apparat verwendet. Die in bekannter Weise mit Gummiverschluß versehenen Soxhlet-Flaschen sind außerdem zum Aufbewahren der sterilen Nährböden sehr bequem.

Um Reinkulturen zu erhalten, ist es am vorteilhaftesten, von möglichst reinem Aussaatmaterial auszugehen; wie weit dies möglich war, wird bei den einzelnen Pilzen auseinandergesetzt werden.

Um die Keimung der Sporen zu beobachten, das aus ihnen entstehende Mycel möglichst lange in seiner Entwicklung verfolgen zu können, und um Reinkulturen zu erziehen, die mit möglichster Sicherheit auf eine bestimmte Spore zurückzuführen waren, bediente ich mich feuchter Kammern von folgender Einrichtung. Auf einem großen Objektträger (70 : 35 mm) kommt ein dicker kleiner (48 : 28 mm, 2 mm dick) zu liegen, der eine kreisförmige Durchbohrung (13 mm) hat. Die Öffnung wird mit einem Deckglas (18 mm) bedeckt. Die Teile sind zuvor durch Erhitzen zwischen zwei Eisenschalen sterilisiert worden und werden noch heiß zusammengelegt. Nach dem Abkühlen wird das Deckglas durch geschmolzenes Wachs befestigt und ringsherum verkittet, wobei man sich zweckmäßig eines Wachsstöckchens bedient. Dann hebt man den kleinen Objektträger ab, breitet rasch mit einer Platindrahtschlinge einen Tropfen sterilen heißen Nähragars auf der Unterseite des Deckglases aus und legt wieder auf. In derselben Weise impft man nach dem Erstarren. Der durch den impfenden zugespitzten oder mit Schneide versehenen Draht verursachte Schnitt in dem Agar erleichtert das Auffinden der Sporen unter dem Mikroskop. Man überzeugt sich von dem Vorhandensein und der Lage der gewünschten Sporen, bringt einen Tropfen Wasser zwischen die beiden Objektträger und legt das Ganze unter eine mit Wasser abgesperrte Glasglocke. Das Aussaatmaterial wird zum Zwecke des Impfens auf einem sterilen Objektträger in einem Tropfen

---

1) Über die Botrytis-Krankheit und die Sklerotienkrankheit der Tulpen usw. Jahrb. d. Hamburg. wiss. Anstalten für 1905.

sterilen Wassers verteilt. Ist dasselbe genügend rein, so gelingt es bei entsprechender Verdünnung leicht, eine einzige Spore oder wenige gleichartige in den Impfstrich zu bringen, und man erhält dann manchmal sogleich Reinkulturen, die sich unter günstigen Umständen mehrere Wochen lang in der feuchten Kammer beobachten lassen. Man kann auch eine bestimmte Spore unter dem Mikroskop eingestellt stehen lassen und so das Wachsen des Mycels Schritt für Schritt verfolgen, muß dann aber durch Zufügen genügenden Wassers an den Rand des kleinen Objektträgers und durch Überstülpen einer Glocke über das Mikroskop dafür sorgen, daß die Kultur nicht eintrocknet. Finden sich verschiedenartige Keime in einer feuchten Kammer, so gelingt es nicht selten, das aus der gewünschten Spore entstehende kleine Mycel mit sterilen Nadeln herauszupräparieren und in eine andere feuchte Kammer zu übertragen. Auf dieselbe Weise kann man Mycelteile auf eine Agarschicht in Petrischalen oder Probierröhren überimpfen und größere Reinkulturen gewinnen. Auch lassen sich aus dem Deckglase mit der anhaftenden Kultur Dauerpräparate herstellen, indem man den oberen Objektträger zunächst so lange in Alkohol legt, bis sich das Deckglas und von diesem das Wachs leicht ablösen läßt, und dann in bekannter Weise in Glyzeringelatine einbettet.

In bezug auf die Herstellung von Kulturen in Petrischalen oder auf einer schrägen Agarschicht in Probierröhren ist nicht viel Besonderes zu bemerken, da die angewandten Methoden nicht wesentlich von den in der Bakteriologie gebräuchlichen abweichen. Die Kultur in Petrischalen ist zu empfehlen, wenn es sich um die Gewinnung von Demonstrationsobjekten handelt; von mehreren der Pilze habe ich die erhaltenen Kulturen durch Behandlung mit Alkohol und Durchtränkung mit Glyzerin, eventuell mit einem Zusatz von Phenol, in haltbare Präparate verwandelt. Die Kultur in Röhren hat dagegen den Vorzug, daß sie nicht so leicht der Verunreinigung durch Schimmelpilze ausgesetzt ist. Man kann solche Kulturen ein halbes Jahr und länger erhalten, wenn man sie durch Aufbewahren in einem zugedeckten Glasgefäße gegen Verdunstung schützt. Auch empfiehlt es sich, den oberen Teil der Röhre mit dem Watteverschluß von Zeit zu Zeit in der Flamme zu erhitzen, um etwa von außen eindringende Schimmelmycelien abzutöten. Beim Überimpfen aus einer Kultur in eine neu anzulegende ist es, falls der Pilz keine Konidien bildet, zweckmäßig, sich eines steifen, am Ende nach Art einer Staarnadel platt ge-

hämmerten Platindrahtes zu bedienen, da man mycelhaltige Teile aus dem Nährboden herausstechen und übertragen muß.

Die Bildung der Ascosporenform der Pilze mußte der Einwirkung der natürlichen Faktoren überlassen bleiben. Zwar wurden in einigen Fällen auch in künstlichen Kulturen Perithecien erhalten; aber irgend welche Mittel, den Pilz zur Ascosporenbildung zu nötigen, oder die Ascosporenbildung zu befördern, sind bisher nicht bekannt. In den vorliegenden Fällen bewährte sich die Überwinterung der pilzbehafteten Blätter im Freien. Es wurde dabei ebenso verfahren, wie bei der Überwinterung der Rostpilzteleutosporen[1]); nur ließ ich die Blätter im Frühjahr etwas länger draußen. Ob und inwieweit dies nötig ist, habe ich nicht untersucht. Wenn sich die Sporen als reif erwiesen, wurde das Material bis zur Verwendung trocken aufbewahrt.

In bezug auf die Gewinnung der Ascosporen zum Zwecke der Infektion und der Anlegung von Reinkulturen sind zwei Fälle zu unterscheiden. Einige Perithecien kann man leicht zum Ausschleudern der Sporen veranlassen, wenn man das zuvor trocken aufbewahrte Material zunächst in Wasser einweicht, es dann äußerlich mit Löschpapier abtrocknet und hierauf langsam an der Luft trocknen läßt. Breitet man das Material feucht auf Drahtnetz über der zu infizierenden Pflanze aus, so wird dieselbe reichlich mit Sporen besät. Fängt man die Sporen auf sterilisierten Objektträgern auf, so erhält man sie leicht in ausreichender Reinheit. Wenn die Sporen dagegen nicht oder nur spärlich ausgeschleudert werden, muß man die Perithecien einzeln frei präparieren. Dabei behandelt man sie zweckmäßig wiederholt mit sterilem Wasser, um außen anhaftende Keime möglichst zu entfernen, und zerdrückt sie dann in einem Tröpfchen sterilen Wassers. Auf diese Weise erhält man unter günstigen Umständen Asci und Ascosporen den fremden Keimen gegenüber in so reichlicher Menge, daß die Herstellung von Reinkulturen nicht allzu große Schwierigkeiten bietet; doch verhalten sich die einzelnen Pilze in dieser Beziehung sehr verschieden.

Während für Reinkulturen ein einziges Perithecium genügt, ist es für Infektionen lebender Pflanzen in der Regel erforderlich oder wünschenswert, ein größeres Quantum von Perithecien in der angegebenen Weise zu präparieren. Falls sich die zu infizierenden

1) Klebahn, Die wirtswechselnden Rostpilze. Berlin 1904, p. 86.

Pflanzenteile benetzen lassen, führt man die Übertragung der in Wasser verteilten Sporen am besten mit einem Pinsel aus; sind sie aber unbenetzbar, so muß man einen Zerstäuber nehmen. Ich verwende einen kleinen Glaszerstäuber, wie ihn die Drogenhandlungen vorrätig haben, und eine kleine Metallpumpe, wie sie von Barbieren gebraucht wird; das saugende Glasrohr wird in ein winzig kleines Fläschchen getaucht, welches das Impfmaterial enthält. Der Apparat arbeitet stoßweise, was den Vorzug sparsameren Verbrauchs des Materials hat. Bei der Anwendung des Zerstäubers muß man mit einem gewissen Verlust von Impfmaterial rechnen; anderseits wird dasselbe aber auch gleichmäßiger über die Pflanze verteilt. Die Anwendung des Pinsels bei benetzbaren Pflanzen hat dagegen den Vorzug, daß es leichter ist, bestimmte genau bezeichnete Stellen zu impfen. Gelegentlich wurde auch ein Kapillarrohr zur Übertragung der die Sporen enthaltenden Flüssigkeit verwendet. Nach der Impfung habe ich die Versuchspflanzen ebenso behandelt, wie die mit Uredosporen oder Äcidiosporen von Rostpilzen besäten, d. h. sie zunächst auf etwa fünf Tage unter passende Glasglocken gestellt und sie dann im Gewächshause bis zum Eintreten des Erfolges beobachtet.

In bezug auf die Gewinnung von Konidien von lebenden Blättern zur Herstellung von Reinkulturen oder zu Infektionsversuchen ist nach dem voraufgehenden nicht viel Besonderes mehr zu sagen. Wenn dieselben in Gestalt zusammenhängender Massen aus den Pykniden hervorquellen, wie es bei den meisten der untersuchten Pilze der Fall war, ist es im allgemeinen nicht schwer, sie in genügender Reinheit und in genügender Menge zu erhalten. Bleiben sie mehr in den Pykniden eingeschlossen, so muß man diese frei zu präparieren suchen und sie dann in Wasser zerdrücken. Die weiteren Maßregeln ergeben sich nach dem oben Gesagten leicht.

I. *Phleospora Ulmi* (Fr.) Wallr.

1. Die Konidienform.

Phleospora Ulmi oder, wie es nach Allescher[1]) richtiger heißen dürfte, *Phleospora ulmicola* (Biv. Bern.), ist ein auf den Blättern der Ulmen, wenn auch nicht überall häufiger, so doch

1) Allescher, Pilze VI (*Fungi imperfecti*), p. 936, in Rabenhorst, Kryptogamenflora, 2. Aufl.

weit verbreiteter Pilz. Er wird außer für Europa auch für Nordamerika angegeben. Ich fand ihn bei Hamburg regelmäßig im Herbst auf den großblättrigen Trauer-Ulmen des Ohlsdorfer Friedhofs. Als Name dieser Ulmen wurde mir von Herrn Friedhofsdirektor Architekt W. Cordes, der auch die Liebenswürdigkeit hatte, mir eine Anzahl kleiner Exemplare zu Versuchszwecken zu überlassen, *Ulmus montana pendula*[1]) angegeben. Dieselbe Ulmensorte sah ich schon vor einer Reihe von Jahren auf dem Rhiensberger Friedhofe bei Bremen von dem Pilze stark befallen. Auf den wildwachsenden oder als Chausseebäume gepflanzten Ulmen sieht man den Pilz seltener. Auf *Ulmus campestris* L. sammelte ich ihn bei Fort Kugelbake an der Elbmündung. Herr O. Jaap sandte ihn mir von Triglitz in der Prignitz mit dem Bemerken, daß er dort auf *Ulmus campestris* häufig sei.



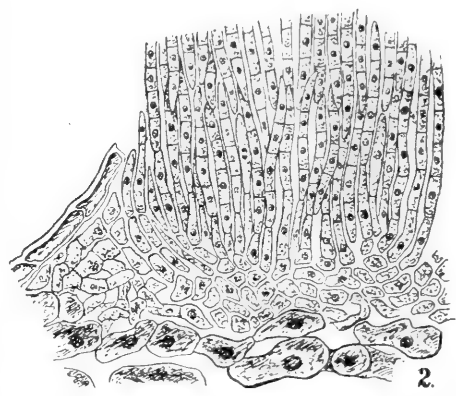


Fig. 1. *Phleospora Ulmi*. Konidienlager. $\frac{230}{1}$.
Fig. 2. Teil eines älteren Lagers, in welchem die Konidien eine zusammenhängende Masse bilden. Nach einem gefärbten Balsampräparat. $\frac{540}{1}$.

Das Mycel erzeugt lokalisierte gelbe Flecken auf den Blättern. Bei starkem Befall fließen die Flecken zusammen, und größere Stellen des Blattes, oft die halbe oder die ganze Spreite färben sich braun und vertrocknen. Die Hyphen sind zart und farblos und verlaufen interzellular. Die Konidien entstehen in Lagern von $^1/_5$—$^1/_2$ mm Durchmesser auf der Blattunterseite (Fig. 1 u. 2). Es bildet sich ein flach ausgebreitetes pseudoparenchym-artiges Pilz-

1) In L. H. Bailey, Cyclopedia of American Horticulture, ist p. 1881 unter *U. scabra* Mill. [*U. montana* With., *U. glabra* Huds.] eine Varietät *pendula* Loud. genannt.

gewebe unter der Epidermis, von dem Hyphen senkrecht gegen die Epidermis vorwachsen und wiederholt Konidien bilden, sodaß die Epidermis emporgehoben und dann gesprengt wird. Die unter der Epidermis liegenden Zellen werden durch dieses Gewebe mehr oder weniger zerstört, ihre Reste teilweise von demselben eingeschlossen. Die Konidien (Fig. 6) sind farblos, stabförmig oder etwas spindelförmig, meist schwach gekrümmt, an den Enden abgerundet oder etwas zugespitzt, 23—52 μ lang, 4—7 μ dick, durch Querwände meist vierzellig, seltener zwei-, drei- oder fünfzellig. Jede Zelle enthält einen Zellkern (Fig. 2).

Die Gattung *Phleospora* wird in die Familie der Sphaerioideen gestellt, die durch den Besitz eines Fruchtgehäuses ausgezeichnet ist. Ich vermag aber ein Gehäuse um die Konidienlager nicht nachzuweisen. Auch an jungen Lagern ist über den Konidien, die die Epidermis noch nicht gesprengt haben, kein Pilzgewebe vorhanden, und das wenige nicht direkt Konidien bildende Pilzgewebe, welches sich am Rande der Lager zwischen Epidermis und Mesophyll eindrängt, kann unmöglich den Anspruch erheben, als Gehäuse bezeichnet zu werden. Ich würde es deshalb für natürlicher halten, den Pilz in die Familie der Melanconiaceen zu stellen. Daß das Gehäuse „zuweilen undeutlich" sei und der Pilz daher zu *Septogloeum* neige, hebt bereits Saccardo (Sylloge III, p. 578) hervor. Vielleicht wäre aber überhaupt der ganzen Gattung *Phleospora* besser ein anderer Platz zu geben; denn die Angaben über das Fruchtgehäuse sind zum mindesten sehr unbestimmt. Man vergleiche die Diagnose bei Saccardo (Sylloge III, p. 577), die Allescher (Pilze VI, p. 932) folgendermaßen übersetzt: „Fruchtgehäuse unvollständig entwickelt, mit breiter Durchbohrung, fast[1]) unter der Oberhaut, meistens aus dem veränderten Gewebe des Substrats gebildet." Ein aus dem veränderten Gewebe des Substrates gebildetes Gehäuse ist kein Bestandteil des Pilzes und kann daher auch für die systematische Stellung nicht entscheidend sein; noch unbestimmter wird das Ganze durch den Zusatz „meistens" (plerumque). In der einzigen von Allescher reproduzierten Abbildung einer *Phleospora*, der von *Phl. Laserpitii* (p. 933), ist keine Spur eines Gehäuses zu sehen. Auch Magnus (*Hedwigia* 1898, p. 172 und 1900, p. 111) hat die hier vorliegenden

---

1) Das Wort „fast" muß entfernt werden, es scheint durch eine irrtümliche Deutung des Wortes „subcuticularia" gesetzt worden zu sein.

Schwierigkeiten empfunden; er sucht sich mit denselben abzufinden, indem er die Worte: „e contextu matricis mutato“ nicht, wie es Allescher meiner Ansicht nach mit Recht getan, auf das Substrat, sondern auf das „zur Bildung der Fruchtform sich verflechtende Mycel“ bezieht und somit das manchmal halbkugelig eingesenkte Hymenium als Gehäuse ansieht. Um den Gegenstand zur Entscheidung zu bringen, würde es nötig sein, eine größere Zahl von *Phleospora*-Arten und die nächst verwandten Gattungen zu untersuchen, was mir gegenwärtig fern liegt; ich will nur noch darauf hinweisen, daß in den später mitzuteilenden Untersuchungen über den Platanenpilz gezeigt werden wird, daß dem Vorhandensein oder Fehlen eines Gehäuses überhaupt keine allzugroße Bedeutung beigelegt werden darf. Dies entspricht auch einer schon vor geraumer Zeit von Brefeld (Untersuch. a. d. Gesamtgeb. d. Myc. X, 1891, p. 216; s. auch p. 345) auf Grund von Beobachtungen über die Konidienbildungen von *Sphaerella Populi* und andern Ascomyceten ausgesprochenen Ansicht.

Erwähnt sei auch noch, daß Allescher (Verz. in Südbayern beob. Pilze III. Abt., p. 60) eine var. *minor* der *Phleospora Ulmi* aufgestellt hat, deren Konidien nur 35—45 : 4—5 μ messen, während für die Hauptart 55 : 6 μ angegeben wird. Da aber an den mir vorliegenden Materialien die Konidien meist nicht größer sind als an der Varietät und außerdem die Größe der Konidien aus demselben Lager sehr wechselt, so ist wohl die Unterscheidung nicht genügend sicher begründet, und dem Maß 55:6 fehlt wahrscheinlich die untere Grenze.

Infolge der Infektionsversuche, die unten näher besprochen werden sollen, war es möglich, die Entwicklung der Konidienlager auf den lebenden Blättern zu verfolgen. Zuerst zeigen sich gelblich verfärbte Flecken; dann werden auf diesen auf der Unterseite winzige, blaß bräunliche Höcker bemerkbar. Die Höcker wachsen, wenn sich die Pflanze dauernd in trockner, ruhiger Luft befindet, zu kleinen Säulchen oder Hörnchen von 1/2 mm oder mehr Höhe heran. Diese bestehen aus den dicht aneinander gedrängten Konidien (Fig. 2), die so, wie sie mit- und nacheinander gebildet wurden, in Zusammenhang geblieben und durch eine im Wasser verquellende Substanz miteinander verklebt sind. Trifft Feuchtigkeit die Unterseite der Blätter, so lösen sich die Konidien voneinander und verteilen sich in dem Wasser. Verdunstet das Wasser wieder, so trocknen die Konidien zu rötlichweißen Krusten zu-

sammen, die um die Konidienlager herum oder neben denselben die Blattfläche bedecken. Dadurch gewinnen stark befallene Blätter ein sehr auffälliges Aussehen; mit der braunen Farbe, die der größte Teil des Blattes durch den Pilzangriff erhalten hat, kontrastieren lebhaft die rötlichweißen Krusten der aufgelösten und wieder angetrockneten Konidien. Ein Verstäuben der Konidien findet demnach nicht statt. Zur Verbreitung derselben dürfte es kommen, wenn Wind und Regen gleichzeitig einwirken, sodaß die Blätter unterseits benetzt und zugleich durcheinander geschüttelt werden. Da aber die Unterseite der Blätter wohl nie ganz und gleichmäßig benetzt wird, so kann auch die Ablösung der Konidien nur eine teilweise sein, und es ist daher begreiflich, daß auch im Freien stets große Mengen der zu Krusten angetrockneten Konidien an den Blättern, auf denen sie entstanden sind, haften bleiben. Da anderseits die Konidien nur infizieren, wenn sie auf die Unterseite der Blätter gelangen, so vermute ich, daß noch andere Faktoren bei ihrer Verbreitung eine Rolle spielen, und als solche möchte ich die umherkriechenden oder unter den Blättern Schutz suchenden Insekten ansehen, durch die vielleicht auch Teile der angetrockneten Konidienmassen abgelöst und fortgetragen werden können.

Wie schon oben angedeutet, erlangt der Pilz im Herbst eine starke Verbreitung auf den befallenen Bäumen. Zahlreiche Blätter werden durch denselben braunfleckig und vorzeitig getötet. Abgesehen davon, daß er die Blätter unansehnlich macht, schädigt er dadurch die Bäume insoweit, wie eine teilweise Entblätterung und die Entziehung von Nährstoffen Nachteil bringt. Dagegen habe ich noch keine Beobachtungen gemacht, wonach der Pilz den Bäumen einen größeren und nachhaltigen Schaden zugefügt hätte. Eine größere Ausdehnung erlangt er erst, nachdem die Blätter im wesentlichen ihre Schuldigkeit getan haben. Auch scheint er sich, soweit meine Beobachtungen reichen, auf die Blätter zu beschränken und nicht auf die Zweige überzugehen. Er wird daher im Herbst mit den Blättern vollständig von den Bäumen entfernt und muß im nächsten Jahre erst durch Neuinfektion auf die Pflanzen übertragen werden.

2. Die Ascosporenform.

Über die Zugehörigkeit der *Phleospora Ulmi* zu einer Ascosporenform findet sich bisher nur eine Angabe Fuckels (Symb.

myc., p. 218), wonach der Pilz, den Fuckel daselbst *Septoria Ulmi* Fries nennt, die Spermogonienform von *Phyllachora Ulmi*[1]) sein soll. Diese Angabe entbehrt aber der Begründung und ist auch falsch, wie das folgende zeigen wird.

Um die Ascosporenform zu finden, schien mir die Überwinterung der mit Konidien bedeckten Blätter unter möglichst natürlichen Bedingungen der von der Natur vorgezeichnete Weg zu sein, und der Erfolg des Versuchs bestätigte die Richtigkeit der Vermutung. Möglichst stark mit dem Pilze bedeckte Blätter wurden im Herbste gesammelt und in nicht zu großer Menge in große leere Blumentöpfe gelegt. Diese wurden im Freien, gegen unberufene Eingriffe in geeigneter Weise geschützt, den Einflüssen der Witterung ausgesetzt. Bei der Untersuchung im Frühjahr fanden sich zahllose Perithecien an den Stellen, wo im Herbst die *Phleospora* vorhanden gewesen war. Schwarze, etwas höckerige Stellen wiesen schon bei der Untersuchung mit der Lupe auf ihr Vorhandensein hin.

Ich habe später gesehen, daß die Anlagen der Perithecien bereits im Herbst auf den abgefallenen Blättern vorhanden sind. Zwischen den Konidienlagern und den an der Epidermis haftenden Konidienmassen sieht man bereits die eben erwähnten schwarzen höckerigen Stellen, und wenn man Querschnitte untersucht, findet man junge Perithecien (Fig. 5). In ihrem oberen Teile ist die Peridie bereits ausgebildet und geschwärzt, unten ist sie noch wenig deutlich und blaß. In einigen dieser Gebilde findet sich ein farbloses Pilzgewebe, eine Art Mark bildend, andere sind mit winzigen bakterienähnlichen Konidien, die an dünnen Hyphen gebildet werden, welche von der Wand aus eindringen, ganz erfüllt, und diese Konidien quellen auch an der Mündung hervor. Die Zugehörigkeit dieser spermogonienartigen Zustände zu demselben Pilze wird dadurch wahrscheinlich gemacht, daß nicht selten derartige spermatienerfüllte und markerfüllte Perithecien unmittelbar nebeneinander, durch das an die Perithecienwand oben ansetzende stromaähnliche Mycel verbunden, vorhanden sind. Auch wurde, wie unten erwähnt werden wird, eine ähnliche Spermatienbildung in Reinkulturen gefunden. Ob diese spermogonienartigen Fruchtkörper bereits von früheren Beobachtern als selbständiger fungus

1) *Phyllachora Ulmi* (Sow.) Fuck. = *Dothidella Ulmi* (Duv.) Winter, Pilze II, p. 904, in Rabenhorst, Kryptogamenflora.

imperfectus beschrieben worden sind, muß ich dahin gestellt sein lassen. Die Beschreibung von *Phyllosticta bellunensis* Mart. (s. Allescher, Pilze VI, p. 93) paßt teilweise, doch ist dieselbe zu dürftig, um einen sicheren Schluß zuzulassen.

Die Untersuchung der reifen Perithecien bereitet Schwierigkeiten, weil die überwinterten Blätter sehr brüchig sind und die Herstellung dünner Schnitte nicht zulassen. Es wurde deshalb das Paraffinverfahren zu Hilfe genommen; die in üblicher Weise aufgeklebten Schnitte blieben einigermaßen in Zusammenhang.

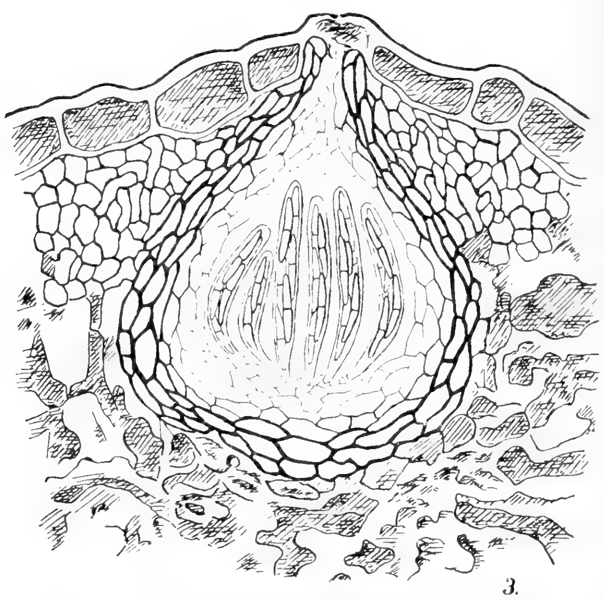
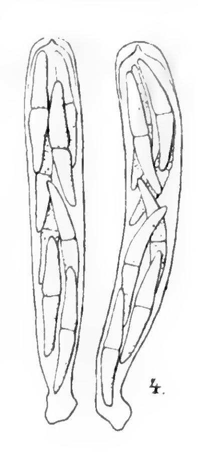


Fig. 3. *Mycosphaerella Ulmi,* Perithecium. $\frac{460}{1}$.

Die Perithecien (Fig. 3) sind kugelig bis birnförmig, 70—110 μ dick und 90—135 μ hoch. Sie sind ganz in die Blattsubstanz eingesenkt, sodaß nur die Spitze ein wenig hervorragt. Die Peridie ist dunkelbraun und 2—4 Zellenlagen stark. Ein besonders ausgebildeter Hals ist nicht vorhanden. Im Innern entspringen die Schläuche (Fig. 4) von einem am Grunde befindlichen farblosen Pseudoparenchym. Ihre Länge entspricht annähernd der lichten Höhe des Peritheciums. Sie beträgt 70—90 μ, die Dicke 7—10 μ. Die Wand ist dünn und ohne besondere Struktur. Die Sporen bilden zwei Reihen in den Schläuchen, sie sind farblos, spindelförmig, 22—27 μ lang, in der Mitte 4—5 μ dick, nach den Enden

zu bis auf 2—2,5 μ verschmälert und durch eine nahe der Mitte befindliche Wand zweizellig (s. auch Fig. 16). Die eine Zelle ist häufig neben der Querwand etwas stärker angeschwollen als die andere. Paraphysen sind zwischen den Schläuchen nicht vorhanden. Ein schwach entwickeltes, dunkelwandiges Pseudoparenchym, die Andeutung eines Stromas, umgibt die Perithecien in ihrem oberen Teile und verbindet die benachbarten, wenn eine größere Zahl nahe beisammensteht. Ein Freipräparieren der einzelnen Perithecien ist daher nicht gut möglich; auch sind sie dazu reichlich klein.



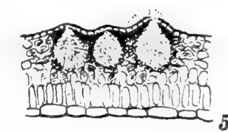


Fig. 4. *Mycosphaerella Ulmi*, Schläuche mit Sporen. $\frac{680}{1}$. — Fig. 5. Perithecienanlagen und Spermogonien. $\frac{50}{1}$.

Nach den erwähnten Eigentümlichkeiten ist der Pilz in die Gattung *Mycosphaerella* Johanson zu stellen. Ich habe denselben bereits in einer vorläufigen Mitteilung[1]) in Übereinstimmung mit Herrn Prof. Dr. Oudemans in Arnhem als neue Art, *Mycosphaerella Ulmi*, bezeichnet und kurz beschrieben. Es sind noch einige andere *Mycosphaerella* (*Sphaerella*)-Arten auf Ulmenblättern beobachtet worden. *Sphaerella ulmifolia* Pass. wurde in Parma auf lebenden Ulmenblättern gefunden (Saccardo, Sylloge IX, p. 645). Der Pilz erzeugt weiße Flecken auf den Blättern. Auch nach seinem morphologischen Verhalten (ascis e basi ventricosa attenuatis breviter abrupte stipitatis, 50—70 : 18—20; sporidiis distichis oblonge cuneatis, 20—22 : 7—8) muß er sich von *Mycosphaerella Ulmi* erheblich unterscheiden. Ähnlicher ist *Sphaerella Oedema* (Fr.) Fuckel (Symb. p. 104), von der Nießl (Beitr. z. Kenntn. d. Pilze, p. 17, Taf. III, Fig. 14, in Verh. naturf. Verein, Brünn X, 1872) Beschreibung und Abbildung gibt. Danach sind aber die Asci dieses Pilzes bei gleicher Dicke (10—11 μ) verhältnismäßig kürzer (52—58 μ) als die von *Mycosphaerella Ulmi*, und ebenso sind die Sporen kürzer (20—22 : 3—5 μ). Auch die Angabe Nießls „die Perithecien stehen dicht gedrängt unter der Oberhaut, welche sie blasig auftreiben“ paßt nicht gut auf den mir vorliegenden Pilz. Trotzdem schien es wünschenswert, die Pilze

1) Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten XII, 1902, p. 257.

direkt zu vergleichen, und hierzu bot das im Herbar der Hamburgischen Botanischen Staatsinstitute vorhandene von Nießl aufgelegte Exsikkat Nr. 1557 in Rabenhorst, Fungi europaei Gelegenheit. Der Pilz findet sich, gleichzeitig mit *Dothidella Ulmi*, auf einem im Frühjahr gesammelten, stark verwitterten Blatte. Die Angabe bei Winter (Pilze II, p. 384, in Rabenhorst, Krypt.-Flora) „auf faulenden Ulmenblättern" ist daher richtiger als die Angabe Nießls „in foliis languescentibus"[1]. Die Größe der Perithecien beträgt nach meinen Beobachtungen 80—90 μ, die der Schläuche 33—40 : 6—8 μ, die der Sporen 9—10 : 2,5 —3,5 μ. Diese Zahlen sind nicht unbedeutend kleiner als die von Nießl; die direkte Vergleichung der beiden Pilze und mit demselben Apparat vorgenommenen Messungen zeigen aber zur Genüge die Verschiedenheit derselben, trotz unzweifelhafter Ähnlichkeit in der Gestalt der Schläuche und der Sporen.

Die reifen Sporen werden aus den Perithecien herausgeschleudert. Bis Mitte Juni kann man nach dem oben angegebenen Verfahren an dem trocken aufbewahrten Material das Ausschleudern zu beliebiger Zeit hervorrufen; ob es später noch möglich ist, habe ich nicht geprüft. Von stark mit Perithecien besetztem Material erhält man die Sporen in so großen Mengen, daß sie auf den Glasscheiben, auf denen man sie aufgefangen hat, für das unbewaffnete Auge als weißlicher Hauch sichtbar werden. Bei der mikroskopischen Untersuchung erscheinen die auf diese Weise gewonnenen Sporen völlig gleichartig, sodaß die Gefahr der Beimengung fremder Pilze als eine verhältnismäßig geringe angesehen werden kann.

3. Infektionsversuche.

Durch das Vermögen der Perithecien, die Sporen in Menge auszuschleudern, wurde es leicht gemacht, Infektionsversuche mittels der Ascosporen auszuführen. Da ich mit der Möglichkeit rechnen mußte, daß der Pilz spezielle Anpassungen an bestimmte Ulmenarten zeigen konnte, begann ich die Versuche mit derselben Ulmensorte, auf der der Pilz gesammelt worden war, *Ulmus montana pendula*. Später wurden auch Versuche mit *Ulmus campestris* gemacht.

Nachdem sich die Blätter der Versuchspflanzen genügend entfaltet hatten, wurden angefeuchtete perithecientragende Blattstücke

1) languesco = matt, träg werden, erschlaffen, also welken.

auf Netzen so über den Blättern ausgebreitet, daß die ausgeschleuderten Sporen auf die Blätter fallen mußten. Zugleich wurden kleine Deckgläser an verschiedenen Stellen auf die Blätter gelegt, damit durch mikroskopische Untersuchung festgestellt werden konnte, daß wirklich Sporen in genügender Menge geschleudert worden waren. Nach der Aussaat standen die Pflanzen gegen sechs Tage unter einer großen Glasglocke, dann frei im Kalthause.

1. Versuch. *Ulmus montana pendula* wurde am 4. Juni 1902 so besät, daß die Sporen nur auf die Oberseite der Blätter fielen. Es trat kein Erfolg ein.

2. Versuch. *Ulmus montana pendula* wurde am 4. Juni 1902 auf einem geeigneten Gerüste so aufgestellt, daß die Sporen nur auf die Unterseite der Blätter fielen. Am 27. Juni waren an zahlreichen Stellen gelbe Flecken vorhanden, auf deren Unterseite sich junge Fruchtlager mit den charakteristischen Konidien der *Phleospora Ulmi* befanden.

3. Versuch. *Ulmus montana pendula* wurde am 5. Juni 1902 auf beiden Blattseiten mit Sporen besät. Am 27. Juni waren gelbe Flecken mit Fruchtlagern vorhanden.

4. Versuch. *Ulmus montana pendula* wurde am 7. Juni 1902 auf beiden Blattseiten mit Sporen besät, dann die Blätter mittels eines Zerstäubers mit Pflaumendekokt, in welchem die Sporen, wie unten gezeigt wird, leicht keimen, bespritzt. Am 2. Juli waren Fruchtlager vorhanden, aber spärlicher, als auf den nicht mit Pflaumendekokt bespritzten Ulmen.

5. Versuch. *Ulmus campestris* und *Ulmus montana pendula* wurden am 8. Juni 1903 mit Sporen von überwinterten Blättern von *U. montana pendula* auf der Blattunterseite besät. Am 27. Juni waren beide Ulmenarten stark infiziert. Die Infektion von *U. montana pendula* war so stark, daß die Stellen auf den Blättern, wo die zur Kontrolle der Impfung verwandten Deckgläser gelegen hatten, später als pilzfreie Flecken deutlich hervortraten.

6. Versuch. *Ulmus campestris* und *U. montana pendula* wurden am 12. Juni 1903 mit Sporen überwinterter Blätter von *U. campestris* besät. Am 27. Juni waren beide Ulmenarten stark infiziert, *U. montana pendula* eher reichlicher als *U. campestris*.

7. Versuch. Wiederholung von Versuch 5 im Jahre 1904 mit ähnlichem Erfolge.

Diese Versuche beweisen, daß *Phleospora Ulmi* aus Sporen entstehen kann, die im Frühjahr auf den pilzbehafteten überwinterten Blättern gebildet und von diesen abgeschleudert werden, und da auf diesen Blättern nur der eine oben beschriebene Ascosporenpilz, die *Mycosphaerella Ulmi*, gefunden wurde und die geschleuderten Sporen, soweit die mikroskopische Prüfung in Betracht kommt, ausschließlich aus den Sporen dieses Pilzes bestanden, da ferner diese Sporen massenhaft vorhanden waren und die Infektionen auf den Ulmen eine entsprechende Massenhaftigkeit zeigten, so ist durch diese Versuche allein schon ein ausreichender Beweis geliefert, daß *Mycosphaerella Ulmi* die Perithecienform der *Phleospora Ulmi* ist.

Die Versuche lehren ferner, daß der Pilz ein echter Parasit ist, dessen Sporen die Blätter der Wirtspflanze direkt infizieren, daß das Vorhandensein einer die Keimung fördernden und Erstarkung der Keimschläuche bewirkenden Nährlösung auf den Blättern die infizierende Kraft nicht erhöht, ferner daß die Infektion nur auf der Unterseite der Blätter eintritt, und endlich, daß eine Spezialisierung des Pilzes nach den beiden erwähnten Nährpflanzen nicht nachweisbar ist.

Wünschenswert wäre es gewesen, auch das Eindringen der Keimschläuche durch die Epidermis der Nährpflanze verfolgen zu können. Wohl ließen sich an Blattstücken, die mit Chloralhydrat aufgehellt waren, massenhafte Sporen auf der Epidermis und auch zahlreiche, zum Teil sehr lange Keimschläuche nachweisen, doch gelang es nicht, das Eindringen der letzteren in die Epidermiszellen oder durch die Spaltöffnungen (welches das wahrscheinlichere ist) festzustellen.

Um mich davon zu überzeugen, daß die Konidien der aus den Ascosporen hervorgegangenen Fruchtlager imstande sind, neue Fruchtlager hervorzurufen, übertrug ich am 2. Juli 1902 in Wasser verteilte Konidien, die bei dem 2. Versuche gewonnen waren, auf die Unterseite der Blätter von *Ulmus montana pendula*. Am 12. August waren neue Fruchtlager entstanden.

Nach den gefundenen Tatsachen ist zu schließen, daß die Lebensgeschichte dieses Pilzes regelmäßig folgendermaßen verläuft: Die Ascosporen, aus den am Boden liegenden Blättern ausgeschleudert und durch Luftströmungen emporgetragen, infizieren

im Sommer das neue bis dahin gesunde Laub. Die unter Umständen vielleicht zunächst in geringer Zahl entstehenden Konidienlager vermehren sich durch Infektion mittels der Konidien allmählich, wenn seitwärts kommender Regen oder Tau die Blattunterseite trifft, der Wind die Blätter zusammenschlägt oder umherkriechende Insekten die Konidien verschleppen. In den abgefallenen Blättern werden im Herbst die Perithecien angelegt. Diese kommen nach Ablauf des Winters zur Reife und schleudern im Frühjahr die Ascosporen aus.

Diese Art der Lebensweise erklärt vielleicht die größere Häufigkeit des Pilzes auf den Trauerulmen der Friedhöfe, wo die Pflanzen eingeschlossen von andern Bäumen und Sträuchern aufwachsen. Weder die abfallenden Blätter noch die im Frühjahr geschleuderten Sporen werden hier so leicht wie bei freierer Lage aus dem Bereiche der Pflanze entfernt; dazu kommt, daß die Luft in den geschlosseneren Pflanzenbeständen einen der Infektion günstigeren Feuchtigkeitsgehalt haben dürfte. Ob vielleicht noch außerden eine etwas größere Empfänglichkeit der *Ulmus montana pendula* mit in Betracht kommt, wäre genauer zu prüfen.

Da, wie bereits erwähnt, eine Überwinterung des Pilzes auf den Zweigen bisher nicht gefunden wurde, so sind die Perithecien als ein notwendiges Glied in der Entwicklung desselben zu betrachten. Wo es sich also darum handelt, den Pilz zu bekämpfen, erscheint die sorgfältige Beseitigung des abgefallenen Laubes als das von der Natur selbst angezeigte Gegenmittel.

4. Reinkulturen.

Als Nährboden für die künstliche Kultur des Ulmenpilzes diente Agar, der mit einem Dekokt aus Ulmenblättern zubereitet war. Übrigens läßt sich der Pilz, wie gelegentliche Versuche zeigten, auch auf verschiedenen anderen Nährböden zur Entwicklung bringen. Das Verhalten des Pilzes in der Reinkultur erwies sich nicht immer als ein ganz gleichmäßiges. Verschiedenes Alter der Sporen, verschiedene Zusammensetzung des Nährbodens, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse mögen die verschiedene Ausbildung beeinflussen. Da es mir zunächst nur darauf ankam, die morphologischen Verhältnisse des Pilzes festzustellen, so habe ich keine Versuche gemacht, um über die Einwirkung der erwähnten Umstände selbst näheren Aufschluß zu erhalten.

a) Reinkulturen aus Konidien.

Am leichtesten erhält man Reinkulturen aus den Konidien. Löst man von einem frischen Konidienlager die Konidienmasse mit einem sterilen Messer ab und verteilt sie in einem Tropfen sterilen Wassers, so hat man darin die Konidien (Fig. 6) in so überwiegender Menge, daß man fast stets Reinkulturen erhält, wenn man aus diesem Tropfen mit einer sterilen Nadel impft. Zum Studium der Keimungserscheinungen und der weiteren Entwicklung des Mycels bedient man sich am besten der oben näher beschriebenen feuchten Kammern, die eine wochenlang fortgesetzte Beobachtung derselben Individuen gestatten.

Schon die ersten Veränderungen, welche die Konidien auf den künstlichen Nährböden erleiden, sind verschieden. In einigen Fällen entstehen dünne Keimschläuche (Fig. 7); in andern beginnen die einzelnen Zellen der Konidien sich zu vergrößern und mehr oder weniger kugelig anzuschwellen (Fig. 9); oder es bilden sich erst kurze Keimschläuche und dann beginnen in diesen die Zellen, in welche sie zerfallen, anzuschwellen.

Auch wenn dünne Keimschläuche entstehen, bleibt das Längenwachstum derselben ein sehr geringes, und der Pilz breitet sich infolgedessen nur über einen sehr kleinen Raum aus (Fig. 8); es fehlt ihm völlig das Vermögen anderer Pilze und insbesondere der Schimmelpilze, nach und nach die ganze verfügbare Fläche des Nährbodens oder die ganze Masse desselben auszunutzen. An den dünnen Mycelfäden können sich Konidien bilden; die Zellen der Fäden erhalten seitliche Ausstülpungen, und an den Enden dieser sprossen die Konidien hervor (Fig. 8). Anfangs sind es einzellige Stäbchen; später werden sie dicker und durch Querwände mehrzellig, meist vierzellig. Die obere Zelle ist in der Regel in eine Spitze verjüngt, die untere ist nach unten auch verjüngt oder etwas abgerundet; die ganze Konidie ist meist etwas gekrümmt. Das Aussehen dieser Konidien ist also fast genau dasselbe wie dasjenige der Konidien aus den Lagern der infizierten Blätter (Fig. 6); nur fehlt die dichte Zusammendrängung der Konidienträger zu einem Lager. Sehr leicht nehmen übrigens die Konidien in den Kulturen etwas unregelmäßige Gestalten an; ich schiebe dies auf den ernährenden Einfluß des Substrates, der die Konidien, bald nachdem sie gebildet sind, zur Weiterentwicklung veranlaßt. Das in Fig. 8 abgebildete Mycelium zeigt nur wenige unveränderte

Konidien; es wurden aber auch Mycelien mit wesentlich reicherer Konidienbildung beobachtet.

Besonders hervorgehoben sei jedoch noch, daß die Konidien stets in der beschriebenen Weise frei am Mycel, mitunter zwar in Haufen, niemals aber zu Fruchtkörpern vereinigt oder gar von einer

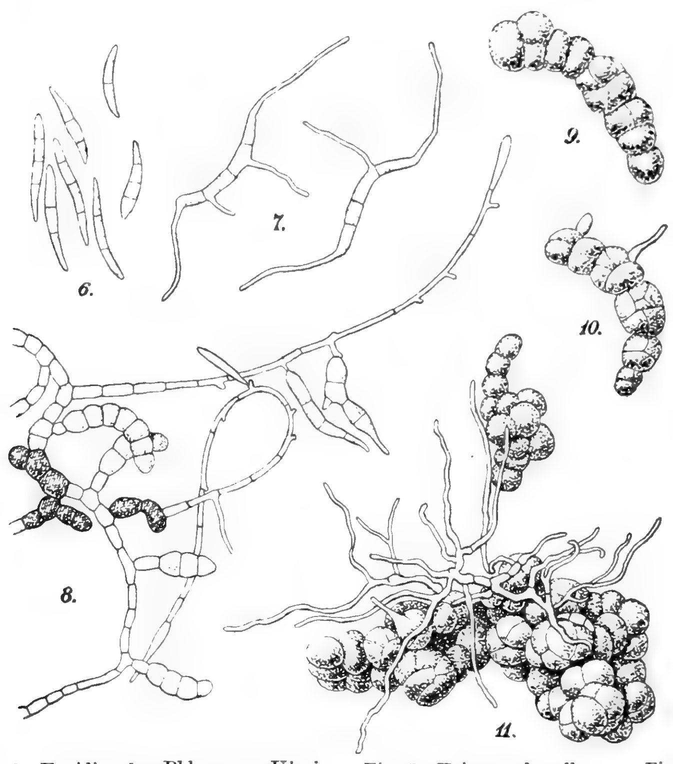


Fig. 6. Konidien der *Phleospora Ulmi*. — Fig. 7. Keimung derselben. — Fig. 8. Aus einer Konidie entstandenes Mycel mit neuen Konidien, angeschwollenen Zellen und angeschwollenen Konidien. — Fig. 9 und 10. Entwicklung der Konidien unter Anschwellung. — Fig. 11. Aus angeschwollenen Konidien hervorgegangenes, ballenbildendes Mycel. Alle Figuren $\frac{360}{1}$.

Hülle umschlossen gebildet werden. Das Gesagte gilt in derselben Weise von den aus Konidien hervorgehenden Mycelien, wie von den später zu besprechenden, aus Sporen entstandenen. Dies scheint mir mit Bezug auf das oben erwähnte Fehlen eines Gehäuses um die Konidienlager der Blätter von Bedeutung zu sein.

Wie schon angedeutet, unterbleibt die Ausbildung dünner Mycelfäden mitunter fast ganz, und es gehen durch Anschwellung

der einzelnen Zellen perlschnurartige Ketten aus den Konidien oder den zuerst gebildeten Keimschläuchen hervor (Fig. 9 u. 10). Auch an den konidientragenden Mycelien pflegen die Zellen der Hyphen und die Konidien nach und nach der Anschwellung und den sich weiter daran schließenden Veränderungen zu unterliegen.

Die perlschnurartigen Fäden, einerlei ob sie aus primären oder sekundären Konidien oder aus septierten Hyphen entstanden sind, entwickeln sich in der Regel in der Weise weiter, daß die einzelnen Zellen zunächst noch mehr an Größe zunehmen und dann Teilungen in verschiedenen Richtungen des Raumes eingehen (Fig. 9 u. 10). Infolgedessen wandeln sich die einzelnen Zellen in Pakete von 2, 4, 8 oder mehr Zellen um. Dieser Vorgang ergreift nach und nach die meisten Zellen; auch wiederholt er sich an den Tochterzellen, nachdem diese herangewachsen sind und sich gegeneinander abgerundet haben. Indem die entstandenen Zellengruppen bald mehr beisammen bleiben, bald sich teilweise trennen, entstehen eigentümliche traubige Aggregate (Fig. 11). Zugleich nehmen die Membranen eine bräunliche und später eine schwarzbraune Farbe an; infolgedessen erscheinen die ganzen Hyphenknäuel zuletzt schwarz. In der Regel wachsen einige dünnere Fäden aus den Knäueln hervor; manchmal ist das ganze wie von einem Strahlenkranze von dünnen Hyphen eingehüllt; aber diese bleiben kurz und scheinen in diesem Stadium auch in der Regel keine Konidien mehr zu bilden. In Fig. 11 ist übrigens auf der rechten Seite über den runden Zellen ein Gebilde dargestellt, das die Gestalt einer Konidie hat, aber wesentlich kleiner ist.

Noch eine andere Entwicklungsform kommt nicht selten an den anschwellenden Hyphen vor. Die Zellen werden weniger dick, nur tonnenförmig, und bräunen sich sehr bald. Die Hyphen verzweigen sich stark, breiten sich aber auch nicht über eine weitere Fläche aus, sondern ihre Äste bilden ein dichtes Gewirr. Das Aussehen dieser Hyphen entspricht etwa den in Fig. 15 dargestellten Gebilden. Auch das Resultat dieser dritten Enwicklungsform sind kleine schwärzliche Knäuel, die von einem Strahlenkranze sich sehr wenig ausbreitender farbloser Hyphen umgeben sind.

Der Zusammenhang aller dieser Bildungen ist einerseits durch die wiederholte Verfolgung der Entwicklung der Konidien in der feuchten Kammer sichergestellt. Anderseits aber gelingt es auch nicht selten, Mycelien zu finden, deren einheitlicher Ursprung leicht

zu übersehen ist, und die in ihrem Verlaufe mehrere Stadien dieser Entwicklung nebeneinander enthalten. So zeigt das Mycel, von dem in Fig. 8 die eine Hälfte dargestellt ist, gleichzeitig dünne Fäden mit Konidien, dickere Hyphen, deren Zellen tonnenförmig angeschwollen sind und sich bräunen, und Konidien, deren Zellen perlschnurartig anschwellen. Auch auf die später zu besprechende Fig. 25 sei hier verwiesen.

Soweit die Erscheinungen geschildert wurden, lassen sie sich, wie schon bemerkt, in der feuchten Kammer von Tag zu Tag verfolgen, und man kann derartige Kulturen unter günstigen Umständen mehrere Wochen lang erhalten. Überträgt man das Mycel vom Deckglas der feuchten Kammer auf die Agarschicht in einer Petrischale oder besser einer Probierröhre, oder impft man die Konidien direkt in eine Schale oder in eine Röhre, so findet das Wachstum, da die Nahrung reichlicher zugeführt wird, rascher und kräftiger statt, und man kann die Entwicklung monatelang, ein halbes Jahr lang und länger beobachten. Auch unter diesen Umständen zeigt das Mycel kein Ausdehnungsbestreben. Vielmehr nimmt die beschriebene Knäuelbildung des Mycels nur kräftiger ihren Fortgang, und man erhält zuletzt schwarze Ballen oder Klumpen von gegen 5 mm Durchmesser (Fig. 12). Ich war sehr überrascht, als ich nach einer längeren Abwesenheit diese Bildungen in den Kulturen, die ich vorher angesetzt und die Herr Dr. Kister in der Zwischenzeit in Verwahrung genommen hatte, zuerst sah. Herr Dr. Kister hatte auch einige Übertragungen auf andere Nährböden gemacht, insbesondere auf sterile Kartoffelscheiben, auf denen die Klumpen sehr üppig wuchsen, und ich selbst übertrug sie noch auf einen ziemlich nährstoffarmen Nährboden aus Agar mit Dekokt von *Vinca*-Blättern, auf dem sie sich gleichfalls, wenn auch langsamer, weiter entwickelten[1]). In einer Kultur auf Gelatine war der Nährboden verflüssigt; ich erwähne dies, nicht um zu be-

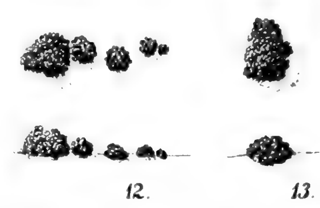


Fig. 12. Aussehen der schwarzen Klumpen einer älteren, aus Konidien hervorgegangenen Reinkultur, von oben (oben) und von der Seite (unten) gesehen. — Fig. 13. Desgleichen von einer aus Ascosporen hervorgegangenen Reinkultur. $\frac{1,5}{1}$. (Gezeichnet von Herrn H. Stuhr.)

1) Dieser Nährboden war wegen der Kultur eines auf *Vinca* lebenden Pilzes hergestellt worden und wurde gewählt, weil er fast farblos war.

haupten, daß der Pilz verflüssigende Eigenschaften hat, sondern um die Frage zu stellen, ob er sie hat, die ich bisher selbst zu beantworten nicht Gelegenheit hatte.

Die schwarzen Ballen entwickeln sich an der Oberfläche des Nährbodens und heben sich bald mehr und mehr aus demselben hervor, so daß sie demselben nur äußerlich anhaften oder kaum in denselben eindringen; auch gehen von ihnen keine Hyphen aus, die den Nährboden durchziehen, es entsteht vielmehr nur ein unbedeutendes Gewebe, das nicht über die unmittelbar angrenzenden Teile des Nährbodens hinauskommt. Die Farbe der Klumpen ist reinschwarz oder grauschwarz, sie sind matt oder wenig glänzend. Ihre Oberfläche hat eine mehr oder weniger traubige Beschaffenheit. Ihre Konsistenz ist ziemlich fest, und es gelingt nicht leicht, Teile von ihnen loszulösen, so daß es einige Schwierigkeiten macht, neue Kulturen aus vorhandenen zu erhalten. Eventuell muß man ein ganzes Klümpchen aus einer Kultur herausholen und mit sterilen Gerätschaften zerkleinern. Die Teilchen wachsen dann weiter.

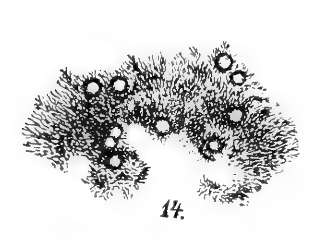




Fig. 14. Teil eines Querschnitts durch eine ältere Reinkultur (schwarzer Klumpen) mit Perithecienanlagen. $\frac{25}{1}$ — Fig. 15. Hyphengruppe daraus. $\frac{250}{1}$.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der schwarzen Klumpen fand sich im Innern ein unregelmäßiger Hohlraum. Die denselben umgebende, gleichfalls sehr unregelmäßige Pilzmasse, von der Fig. 14 einen kleinen Teil darstellt, besteht aus dicken, vielfach verzweigten kurzzelligen Hyphen mit schwarzbraunen Wänden (Fig. 15). Stellenweise liegen die Hyphen als mehr lockeres Gewebe in einer Zwischensubstanz, vielfach aber sind sie zu einem fast pseudoparenchymatischen Gewebe verschmolzen. An solchen Stellen entstehen kugelige Gebilde, die außen von einer geschlossenen, mehrere Zellen dicken, fast schwarzen Wand umgeben sind und im Innern ein aus farblosen Pilzzellen gebildetes Mark enthalten. Ich habe bisher keine Asci darin gefunden, es kann aber nicht zweifelhaft sein, daß es sich hier um Anlagen von Perithecien handelt, und daß man vielleicht bei längerer Kultur derartiger Pilzkörper oder nach der Überwinterung derselben im Freien Asci mit Sporen in

denselben erhalten könnte. Kugelig angeschwollene Zellen, wie sie zuerst in den Kulturen vielfach auftreten (Fig. 11), lassen sich auch auffinden, bilden aber nicht mehr die Hauptmasse der schwarzen Klumpen.

Einige der perithecienartigen Bildungen waren mit bakterienähnlichen Konidien angefüllt, die im Aussehen denen entsprachen, welche im Herbst in den jungen Perithecienanlagen abgefallener Blätter gefunden wurden. In einigen Fällen waren diese Gebilde auch aus den Perithecienanlagen heraus nach außen geraten. Ähnliche Gebilde waren mir schon aufgefallen, als ich Neuaussaaten mit Teilen zerkleinerter Klümpchen gemacht hatte. Es fanden sich dann in den feuchten Kammern neben den Bruchstücken geschwärzter Hyphen, die langsam weiter wuchsen, bakterienähnliche Gebilde. Ich hielt dieselben damals für Bakterien, die in der Pilzkultur enthalten gewesen sein konnten, ohne sich wesentlich zu vermehren und ohne dem Pilze zu schaden. Aber eine Vermehrung derselben in der feuchten Kammer konnte nicht festgestellt werden, und so ist es möglich, daß es diese spermatienähnlichen Zellen gewesen sind. Ihr gleichzeitiges Vorkommen in den Reinkulturen und auf den Blättern spricht für ihre Zugehörigkeit zu dem Pilze; eine Bedeutung als Konidien scheinen sie aber nicht zu haben.

Die vorliegenden Beobachtungen führen zu einem Verständnis der morphologischen Bedeutung dieser zunächst sehr auffälligen Bildungen. Wie das konidienbildende Mycel in den infizierten Blättern im Herbst zur Bildung von Perithecien übergeht, die mit einem schwach angedeuteten Stroma in Verbindung stehen, so hört auch an den Mycelien der Reinkulturen die Konidienbildung nach einiger Zeit auf, und das Mycel geht in einen Dauerzustand über, in welchem der Pilz zur Perithecienbildung schreitet; dabei entwickelt sich infolge reichlich vorhandener Nahrung beim Fehlen jeder Konkurrenz in den Reinkulturen das Stroma üppiger als es normalerweise der Fall ist. Die schwarzen Klumpen entsprechen also dem perithecienbildenden Mycel, sie sind gewissermaßen ein stark hypertrophiertes Stroma samt den darin entstehenden Perithecien.

Die Frage, ob die nachgewiesene Neigung der *Mycosphaerella Ulmi* zu einer schwachen Stromabildung die systematische Stellung des Pilzes zu verändern geeignet ist, möchte ich hier nur andeuten. Eine Beantwortung derselben ist nicht möglich ohne vergleichende Untersuchung anderer Pilze, und eine solche lag mir einstweilen noch fern.

Mitunter begann sich auf den schwarzen Klumpen nach längerem Aufheben derselben ein weißes Luftmycel zu entwickeln. Dasselbe erinnerte etwas an einen weißen verunreinigenden Pilz, der bei den Reinkulturen aus Ascosporen auftrat und unten erwähnt werden wird, ist aber doch wohl schwerlich mit diesem identisch. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß die dünnen Hyphen, welche von den schwarzen Klumpen ausgehen (s. Fig. 11), sich unter Umständen zu einem derartigen Luftmycel entwickeln können. Anderseits muß daran erinnert werden, daß es nur selten gelingt, derartige Kulturen unbegrenzt rein zu erhalten. Allerdings sind die verunreinigenden Pilze dann in der Regel anderer Art, nämlich die gewöhnlichen Schimmelpilze. Ich möchte daher die Frage der Zugehörigkeit dieses weißen Mycels einstweilen offen lassen, da ich noch keine weiteren Versuche mit demselben angestellt habe.

b) Reinkulturen aus Ascosporen.

Reinkulturen aus Ascosporen sind weniger leicht zu erhalten als solche aus Konidien. Obgleich man keine Verunreinigungen findet, wenn man die ausgeschleuderten, auf Objektträgern aufgefangenen Sporen mikroskopisch untersucht, so scheinen doch mit Regelmäßigkeit die Keime gewisser fremder Pilze hinzuzukommen, die dann durch ihre rasche Entwicklung die langsam wachsenden Mycelien der echten Sporen überwuchern. Infolgedessen wurde ich bei meinen ersten Versuchen durch einen Pilz irre geführt, der nach der Aussaat der Sporen in Petrischalen bald an zahlreichen Stellen auftrat, ein schönes weißes Mycel an der Oberfläche des Agars bildete und sich auch leicht rein kultivieren ließ. Ich erkannte den Irrtum, nachdem sich aus den Konidien die schwarzen Mycelknäuel entwickelt hatten, und mir die große Verschiedenheit der beiden Mycelien auffällig wurde. Nun erinnerte ich mich, in den Petrischalen außer den kräftig wachsenden Mycelien auch solche gesehen zu haben, die in der Entwicklung zurückgeblieben und noch nicht über das mikroskopische Stadium hinausgekommen waren, nachdem die andern bereits eine Größe von mehreren Millimetern erreicht hatten. Bei neuen Aussaatversuchen wurden diese langsam wachsenden Mycelien isoliert, und außerdem wurde die Entwicklung einzelner Sporen in der feuchten Kammer andauernd verfolgt.

Es zeigte sich dabei, daß die Keimfähigkeit der Ascosporen ziemlich lange erhalten bleibt. Noch am 26. August konnte ich Sporen zum Keimen bringen, die im Juni ausgeschleudert waren.

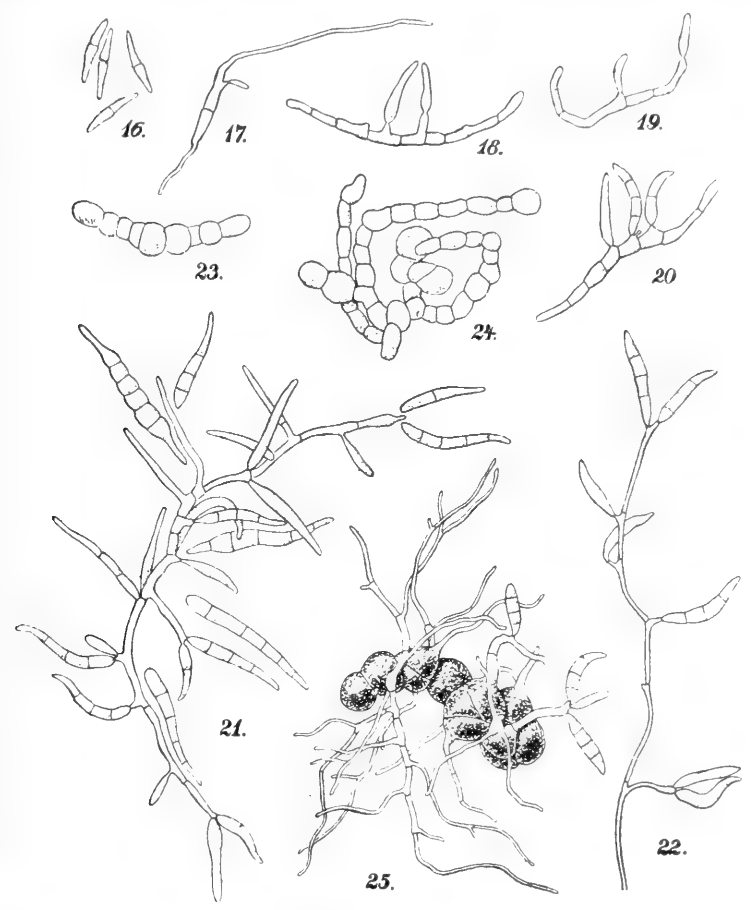


Fig. 16. Ascosporen der *Mycosphaerella Ulmi*. — Fig. 17. Keimungsstadium. Fig. 18—20. Keimung unter sofortiger Konidienbildung. — Fig. 21. Aus einer Spore erwachsenes, kurzes, reichlich Konidien bildendes Mycel. — Fig. 22. Teil eines dünneren, weiter ausgebreiteten, Konidien bildenden Mycels. — Fig. 23. Entwicklung einer Spore unter Anschwellung. — Fig. 24. Aus einer Spore erwachsenes kleines Mycel mit angeschwollenen Zellen. — Fig. 25. Aus einer Spore erwachsenes ballenbildendes Mycel, mit Konidien. Alle Figuren $\frac{360}{1}$.

Bereits am Tage nach der Aussaat beginnt die Keimung. In der Regel wachsen die beiden Enden der Spore zu dünnen Keimschläuchen aus (Fig. 17); nicht selten tritt zugleich in der Mitte

ein Keimschlauch hervor. In den meisten Fällen entsteht dann zuerst ein konidienbildendes Mycel (Fig. 18—22). Die Konidien stimmen in ihrer Gestalt und Größe durchaus mit denjenigen überein, die in den Reinkulturen erhalten wurden, welche aus Konidien von Ulmenblättern hervorgegangen waren, und sie gleichen daher auch völlig den auf den Blättern gebildeten Konidien (Fig. 8 u. 6). Morphologisch entsprechen sie den Konidien, die auf den Blättern direkt nach der Infektion mit Ascosporen entstehen. Das „sporogene" Mycel bildet sehr reichlich Konidien, meist etwas reichlicher als es an dem „konidiogenen" der Fall war, und die Gestalten und die Art der Entwicklung der Konidien zeigen daher hier eine etwas größere Mannigfaltigkeit. In der Regel sitzen die Konidien an kurzen seitlichen Aussprossungen der Zellen, seltener an längeren Seitenzweigen, die sich durch eine Zellwand abgliedern, außerdem auch an den Enden der Hyphen und meist einzeln, manchmal aber auch zu mehreren. Oft werden sie schon an der Spore selbst oder an den ersten Keimschläuchen, die von derselben ausgehen, gebildet (Fig. 18—20); in diesen Fällen und andern, wo die Mycelfäden kurz bleiben (Fig. 21), entstehen nach und nach dichte Haufen von Konidien. In andern Fällen zeigen die Hyphen ein größeres Längenwachstum und breiten sich über etwas größere Flächen aus, ohne daß jedoch das Mycel das Vermögen zeigte, nach und nach immer weitere Bezirke des Nährbodens zu ergreifen, wie es viele andere Pilze tun; an derartigen Mycelien sind die einzelnen Fäden dünner und die Konidien liegen zerstreuter (Fig. 22).

Sehr abweichend ist die Entwicklung, die in andern Fällen eintritt. Nachdem die Sporen eben einige Keimschläuche getrieben haben und ein mehrzelliges Gebilde entstanden ist, beginnen die Zellen anzuschwellen. Es werden gar keine Konidien gebildet oder die eben entstandenen unterliegen sogleich denselben Veränderungen. Die anschwellenden Zellen werden in vielen Fällen kugelig, teilen sich nach verschiedenen Ebenen, und die Teilungsprodukte wiederholen Anschwellung und Teilung; zugleich färben sich die Membranen dunkel. Auf diese Weise entstehen traubige Zellenhaufen (Fig. 25), die denen ganz ähnlich sind, welche oben als aus Konidien hervorgegangen besprochen wurden (vgl. Fig. 11). Auch hier ist meist ein Kranz farbloser dünner Hyphen vorhanden, die nicht weit in das Substrat vordringen. An jüngeren derartigen Gebilden kommen mitunter Konidien vor (Fig. 25), doch ist dies eine seltenere Erscheinung. In andern Fällen schwellen die Zellen

weniger an, sie werden nur tonnenförmig, ihre Wände färben sich dunkel und die Hyphen verzweigen sich; die Zweige bleiben dicht beisammen und die Hyphen wachsen nicht wesentlich in die Länge. Es entstehen auch auf diesem Wege kleine schwarze Klümpchen, die von einem Saume dünner farbloser Hyphen umgeben sind. Alle erwähnten Bildungen haben die größte Ähnlichkeit mit denjenigen, die an den aus Konidien hervorgegangenen Mycelien beobachtet wurden.

Die geschilderten Erscheinungen wiederholen sich, wenn man die aus den Ascosporen hervorgegangenen Konidien einer Kultur entnimmt und sie in neue feuchte Kammern aussät. Es können daraus Mycelien hervorgehen, die abermals Konidien bilden, die Zellen der Konidien und ihrer Keimschläuche können aber auch anschwellen, sich bräunen und sich weiter in die eigenartigen schwarzen Klümpchen verwandeln. Diese letzterwähnte Entwicklung ist diejenige, welche in den älter werdenden Kulturen mehr und mehr eintritt, und es scheint, als ob dieselbe an den Konidien und den aus ihnen hervorgehenden Hyphen leichter zustande kommt, als an den Ascosporen und den aus diesen direkt hervorgehenden Mycelien. Das Ende der Entwicklung sind stets die schwarzen Klümpchen, einerlei, ob die Kultur direkt aus Sporen oder aus sporogenen Konidien entstanden ist.

Überträgt man die aus den Ascosporen in der feuchten Kammer hervorgegangenen Mycelien auf ein größeres Quantum Nähragar in einem Probierröhrchen, so wachsen die schwarzen Klümpchen zu derselben Größe heran und gewähren für das unbewaffnete Auge denselben Anblick (Fig. 13), wie die oben besprochenen schwarzen Klumpen in den aus Konidien der *Phleospora Ulmi* hervorgegangenen Kulturen (vgl. Fig. 12). Der mikroskopische Bau dieser älteren Klumpen ist gleichfalls derselbe, auch die Anlagen junger Perithecien, die bald weißes Mark, bald bakterienartige Konidien enthalten, finden sich in derselben Weise wieder. Gelegentlich trat auch das oben erwähnte weiße Luftmycel auf. In bezug auf alle diese Einzelheiten kann auf die oben gegebene Beschreibung verwiesen werden.

Die Ergebnisse der Reinkulturen lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Aus den Ascosporen der *Mycosphaerella Ulmi* kann ein sich wenig ausbreitendes Mycel hervorgehen, welches Konidien trägt, die denen der *Phleospora Ulmi* entsprechen. Dasselbe Mycel und

dieselben Konidien können aus den auf Ulmenblättern vorkommenden *Phleospora*-Konidien erzogen werden, sowie aus den Konidien, die in einer aus Ascosporen erhaltenen Reinkultur entstanden sind.

2. In andern Fällen schwellen sowohl in den aus Ascosporen wie in den aus Konidien erzogenen Kulturen die Pilzzellen entweder sogleich, oder nachdem zuvor Konidien gebildet sind, an und bräunen sich, es entstehen kleine schwärzliche Aggregate aus Hyphen mit tonnenförmigen Wänden oder aus traubigen Zellenmassen, und zuletzt wachsen die Kulturen bei genügender Nahrung in allen Fällen zu mehrere Millimeter großen, schwarzen, traubigen Klumpen, die dem Nährboden lose aufsitzen, heran. Diese bestehen aus braunen, verflochtenen und oft etwas pseudoparenchymatisch verbundenen Hyphen und können als ein stark hypertrophiertes Stroma aufgefaßt werden. Sie enthalten die Anlagen von Perithecien.

3. Die vollkommene Übereinstimmung der aus Ascosporen und der aus Konidien hervorgegangenen Pilzbildungen liefert einen weiteren, interessanten Beweis für die Zusammengehörigkeit der Ascosporen und der Konidien in den Entwicklungsgang desselben Pilzes.

Daß bereits Brefeld (Untersuch. a. d. Gesamtgeb. d. Myc. X, 1891, p. 212—216) einige *Mycosphaerella (Sphaerella)*-Arten untersucht hat, sei noch kurz erwähnt. Danach wurden bei einigen Arten (*Pteridis*, *Tassiana*, *depazeaeformis*) überhaupt keine Konidien, bei andern (*punctiformis*, *maculiformis*, *aquilina*) *Ramularia*-artige Konidien und bei *Sph. Populi Septoria*-artige Pykniden erhalten. Ob nun alle diese Arten und auch *Mycosphaerella Ulmi* in einen natürlichen Verwandtschaftskreis gehören, bedarf wohl weiterer Untersuchung. Hier mag nur noch der Hinweis interessieren, daß zwischen dem konidienbildenden Mycel von *Sph. Populi* (Fig. 44 u. 45 in Brefelds Taf. VII) und dem von *Mycosph. Ulmi* (Fig. 20 u. 21 der vorliegenden Arb.) vielleicht eine gewisse Ähnlichkeit vorhanden ist, die sich allerdings nicht auf den feineren Bau der Konidien erstreckt. Auf eine weitere Erörterung dieser Verhältnisse muß zunächst noch verzichtet werden. Zum Schlusse sei die Synonymik des Ulmenpilzes zusammengestellt:

Mycosphaerella Ulmi Klebahn, Zeitschr. f. Pflanzenkr. XII, 1902, p. 257.

Phleospora ulmicola (Biv.-Bern.) Allescher, Pilze VI, p. 936.
Sphaeria ulmicola de Bivona-Bernardi, Stirpium rariorum in Sicilia provenientium descriptiones III, p. 14, 1815?[1]).
Phleospora Ulmi (Fries) Wallroth, Comp. Flor. Crypt. Germ. (1833), Nr. 1545 (hier als *Phleospora Ulmi* Fries in litt. 1815 bezeichnet); Saccardo, Sylloge III, p. 578.
Septoria Ulmi Fries, Nov. Flor. Suec. V, p. 78 (1819).
Stilbospora Uredo de Candolle, Flore franç., tome V. ou VI. vol. (1815), p. 152.

II. *Gloeosporium nervisequum* (Fuck.) Sacc.

Die Veranlassung zu der nachfolgenden Bearbeitung gab das Vorkommen des *Gloeosporium nervisequum* (Fuck.) Sacc. auf den Blättern einer großen, prächtig entwickelten Platane (*Platanus orientalis L.*) im Botanischen Garten zu Hamburg, auf das mich schon vor einer Reihe von Jahren Herr Prof. Dr. E. Zacharias aufmerksam machte. Alljährlich im Sommer sind zahlreiche Blätter mit den charakteristischen braunen, den Blattrippen folgenden Flecken behaftet; auch die übrigen Entwicklungsstadien des Pilzes waren infolge dieses Umstandes zur geeigneten Zeit leicht zu beschaffen. Dennoch scheint der Baum infolge der Erkrankung, bis jetzt wenigstens, keinen wesentlichen Schaden zu leiden. Das Vorkommen des Pilzes ist kein vereinzeltes; derselbe findet sich auch an andern Stellen bei Hamburg, weiter nordwärts fand ich ihn bei Burg in Dithmarschen. Die Angaben in der Literatur lassen schließen, daß derselbe überall vorkommen dürfte, wo Platanen heimisch sind oder kultiviert werden.

1. Ältere Bearbeitungen.

Die auffallenden Krankheitserscheinungen, die der Pilz hervorruft, haben bereits wiederholt das Interesse der Forscher auf sich gezogen.

F. v. Tavel (Bot. Zeitung 1886, p. 825) stellte fest, daß *Gloeosporium nervisequum* besonders *Platanus occidentalis* L. und

1) Die Bände I—IV sind 1813—16 erschienen.

namentlich junge Bäume befalle, auf *Platanus orientalis* L. aber seltener sei. Er beschreibt das Auftreten der Konidienlager und ihren anatomischen Bau und gibt auch eine Abbildung derselben. Die Hyphen sollen interzellular im Blattgewebe verlaufen. Die Konidien keimen in Wasser oder in Nährlösung nach wenigen Stunden; nach einigen Tagen entsteht ein starkes Mycel mit ungleich dicken Fäden aus kurzen, oft angeschwollenen Zellen. An diesem Mycel werden Konidien gebildet: „aus den kurzen Zellen der dickern Hyphen sprossen Ausstülpungen, die abgeschnürt werden." „Es können aber auch jene Basidienzellen zu stattlichen Basidien heranwachsen, die am Ende Sporen abschnüren." Infektionsversuche, die in verschiedener Weise ausgeführt wurden, blieben ohne Erfolg.

Beim Suchen nach Perithecien oder sonstigen zugehörigen Fruchtformen fand v. Tavel mehrere andere Pilze, die er in den folgenden Teilen seiner Arbeit bespricht. Ein auf dünnen vorjährigen Zweigen vorkommender Pilz wird als *Discula Platani* (Peck) Sacc. bestimmt. v. Tavel beschreibt die Entwicklung der Pykniden, die mit einem Pseudoparenchym beginnt, welches das Periderm emporhebt, dann aber selbst durch das darunter entstehende Konidienlager verdrängt wird, und macht auf die große Ähnlichkeit aufmerksam, welche die Konidien dieser *Discula* mit denen des *Gloeosporium nervisequum* haben, sowie auf die bemerkenswerte Beobachtung, daß die *Discula* immer in Gesellschaft des *Gloeosporium* auftrat. Einmal wurden auch auf einem Blattstiel derartige Pykniden gefunden. Das aus den Konidien gezogene Mycel scheint aber von dem aus *Gloeosporium* erhaltenen verschieden gewesen zu sein. Infektionsversuche waren ohne Erfolg.

Ferner fand v. Tavel auf toten Platanenzweigen zwei Ascomyceten mit mauerförmigen Sporen, die er als neue Arten beschreibt, *Fenestella Platani*, mit einer *Cytispora* und *Acrostalagmus*-Konidien in Verbindung stehend, und *Cucurbitaria Platani*, in einem Stroma Pykniden und Perithecien bildend. Beziehungen dieser Pilze zu *Gloeosporium* hält v. Tavel selbst nicht für wahrscheinlich.

E. A. Southworth (Journal of Mycology V, 1889, p. 51) macht auf die großen Schädigungen aufmerksam, welche die von *Gloeosporium nervisequum* befallenen Platanen an verschiedenen Stellen Nordamerikas erleiden. Es zeigen sich nicht bloß die braunen Flecken auf den Blättern; es werden auch Blätter, die an

den Stielen ergriffen sind, zum Abfallen gebracht. Ferner welken austreibende Knospen, wenn die Blätter halb entfaltet sind, und jüngere Zweige sterben ab. Der Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen wird allerdings nicht nachgewiesen. Der Aufsatz v. Tavels ist der Arbeit in englischer Übersetzung beigegeben.

Leclerc du Sablon (Revue générale de Bot. IV, 1892, p. 473) bespricht gleichfalls die eben erwähnten Formen der Platanenkrankheit und schreibt sie sämtlich demselben Pilze zu. Die Unterscheidung der beiden Arten *Gloeosporium Platani* (Mont.) Oud. (Sterigmen 5—6 μ) und *Gl. nervisequum* (Sterigmen 20—25 μ) hält er für unberechtigt, weil Übergänge in der Sterigmenlänge vorhanden sind. Ebenso hält er *Gloeosporium valsoideum* Sacc., das in der Rinde toter Zweige vorkommt, für identisch mit *Gl. nervisequum*. Von dem Mycel wird erwähnt, daß es intrazellular lebt, im Parenchym, Sklerenchym, Kollenchym, den Gefäßen usw. vorkommt, und daß es die Zellwände an den Tüpfeln durchbohrt. Aus den Konidien wurden Reinkulturen auf Gelatine oder Agar mit Platanendekokt erzogen; es entstand Luftmycel mit entfernteren Querwänden und im Innern des Nährbodens gewundenes Mycel mit häufigeren Querwänden, ferner wurden Konidien und kleine „Sklerotien“ erhalten. Die Arbeit v. Tavels ist nicht berücksichtigt.

Auch J. Beauverie (Ann. de la Soc. bot. de Lyon XXVI, 1901) identifiziert *Gloeosporium nervisequum* mit *Gl. Platani* und *Gl. valsoideum*. Er beschreibt Fälle besonders heftigen Auftretens der Krankheit und findet die Ursache des großen Schadens darin, daß der Pilz seinen hauptsächlichen Sitz in den Zweigen hat. Das Mycel dringt aus der Rinde durch die Markstrahlen bis in das Mark vor. Selbst stärkere Äste und der Stamm können befallen werden. In der Rinde bilden sich Pykniden, und wenn diese mit den Borkenschuppen entfernt werden, entstehen neue darunter. So erklärt sich der chronische Verlauf der Krankheit.

Über Fälle heftigen Auftretens des Pilzes in Frankreich berichten nach Frank (die Krankheiten der Pflanzen 2. Aufl. II, p. 373) noch Cornu (Journ. de Bot. 1887, p. 188), Henri (Revue des eaux et forêts 1887), und Roumeguère (Revue mycologique 1887, p. 177). Halsted (Garden and Forest 1890, p. 295) macht auf starkes Auftreten in Nordamerika aufmerksam. Die betreffenden Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

In bezug auf die Zugehörigkeit des Platanenpilzes zu einer Ascosporenform ist die Ansicht der Gebrüder Tulasne (Sel. Fung.

Carp. III, p. 93) zu erwähnen: „Aegre tenemur quin aeque legitimum et sincerae affinitati congruum arbitremur, ac solemne videtur, consortium illud quod *Nectriam pyrochroam* Maz. inter et *Hymenulam Platani* Lév.[1]) nuper animadvertebamus.“ Zur Begründung des Zusammenhangs wird aber nur das Vorkommen der *Nectria*-Perithecien zwischen den Konidienlagern der *Hymenula* angeführt.

Über den Speziesnamen *nervisequum* sei noch bemerkt, daß derselbe sich in dieser Form zuerst bei **Fuckel** (Symb. mycol. p. 396) findet und ebenso von **Saccardo** (Syll. III, p. 711), **Frank** (Krankh. d. Pfl. 2. Aufl. II, p. 373), **Massee** (A Text-Book of Plant Diseases 1899, p. 284) und **Allescher** (Pilze VII, p. 490) gebraucht wird. Diese Form dürfte sprachlich richtiger gebildet sein, als die Form *nervisequium*, die sich bei **Hartig** (Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten 1900, p. 112), v. **Tubeuf** (Pflanzenkrankheiten, p. 501), **Lindau** (in Engler-Prantl, die natürl. Pflanzenfam. I, 1**, p. 399) und **Rostrup** (Plantepatologi 1902, p. 579) findet.

2. Die Ascosporenform.

Die Hauptaufgabe, die ich mir für die vorliegende Untersuchung stellte, bestand darin, die noch unbekannten Perithecien des Pilzes zu finden, ihren Zusammenhang mit der Konidienform zu erweisen und ihre Bedeutung für das Leben des Pilzes zu ermitteln. Da ich meine Untersuchungen mit den Ascosporen begann, so mögen diese auch in der nachfolgenden Besprechung zuerst behandelt werden.

Es gelingt, Perithecien zu erhalten, wenn man die erkrankten Blätter im Freien überwintert. Um für die spätere Untersuchung die Arbeit zu erleichtern, empfiehlt es sich, die grün gebliebenen Teile der Blätter größtenteils abzuschneiden und nur die gebräunten Teile draußen auszulegen. Auf diese Weise erhielt ich zuerst im Frühjahr 1900 Perithecien mit reifen Sporen, und genau in derselben Weise fand ich sie in den folgenden Jahren regelmäßig wieder. Dagegen fehlten sie nach der Überwinterung auf Blättern, die keine braunen Flecken gehabt hatten. Die Einwirkung winterlicher Witterung ist jedoch kein Erfordernis für die Perithecienbildung; schon im Dezember waren, bevor es gefroren hatte, Peri-

1) *Fusarium Platani* Mont. = *Gloeosporium nervisequum.*

thecien mit Schläuchen und jungen Sporen vorhanden, und auch im Zimmer entstanden, wie unten noch gezeigt werden wird, Perithecien in bestimmten Reinkulturen.

Die Perithecien (Fig. 1, 2 u. 3) sind annähernd kugelförmig, manchmal breiter als hoch und am oberen Ende in einen kurzen

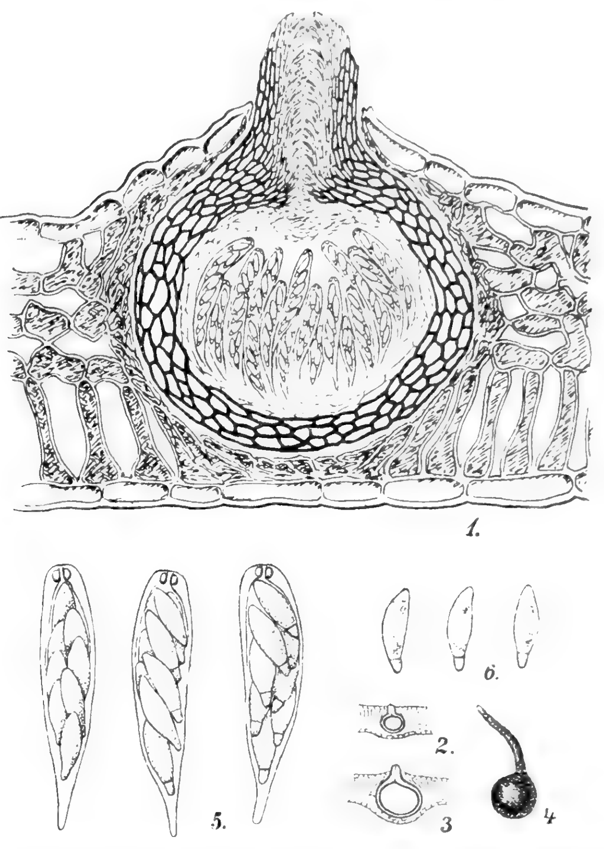


Fig. 1. *Gnomonia Veneta*, Perithecium, Schnabel aus der Blattunterseite hervorragend. $\frac{250}{1}$. — Fig. 2 u. 3 desgleichen, sehr verschieden groß, Schnabel aus der Blattoberseite hervorragend. Schema. $\frac{20}{1}$. — Fig. 4. In einer Reinkultur erwachsenes Perithecium mit sehr langem Schnabel. $\frac{20}{1}$. — Fig. 5. Schläuche mit Sporen. $\frac{680}{1}$. — Fig. 6. Sporen. $\frac{680}{1}$.

Schnabel ausgezogen. Ihre Größe schwankt innerhalb weiter Grenzen; ich fand die kleinsten mit 130, besonders große mit 400 bis 430 μ Durchmesser (Fig. 2 u. 3). Die Länge des Schnabels beträgt 50—100 μ bei 50—60 μ Dicke. In den unten zu besprechenden Reinkulturen auf sterilen Platanenblättern erhielt ich

Perithecien von 300—370 μ Durchmesser mit Schnäbeln von 460 bis 480 μ Länge (Fig. 4). Normalerweise sind die Perithecien ganz in das Blattgewebe eingesenkt; nur der Schnabel erreicht die Oberfläche oder ragt wenig daraus hervor. Da sie aber meist dicker sind als das 130—160 μ dicke Blatt, so wölben sie die Oberhaut desselben empor. In bezug auf die Lage der Perithecien sind dabei zwei Fälle zu unterscheiden. Sehr häufig sitzt der Schnabel in der oberen Epidermis fest, die gar nicht oder wenig vorgewölbt ist; dagegen drängt der Boden des Peritheciums die untere Epidermis nach außen (Fig. 2 u. 3). In andern Fällen ist es der obere Teil des Peritheciums, der die untere Epidermis vorwölbt, und der Schnabel durchbricht diese (Fig. 1). Besonders große Perithecien wölben die Oberhaut auf beiden Seiten empor und bringen sie auch wohl zum Aufbrechen. Die geschilderten Verhältnisse ermöglichen es, die Perithecien, obgleich sie nicht sehr zahlreich sind und ziemlich zerstreut über die Blattfläche gebildet werden, leicht aufzufinden, und zwar ist die Unterseite des Blattes aus den angegebenen Gründen dazu am geeignetsten.

Die 18—25 μ dicke Wand der Perithecien besteht aus etwa vier Schichten Zellen mit dunkelbraunen Wänden (Fig. 1). Im Innern des Schnabels sind farblose Hyphen vorhanden, die zunächst aufwärts und dann bogig nach der Mitte verlaufen, sodaß sie einen engen, nur in der Richtung nach außen hin gangbaren Kanal umkleiden. Die innere Mündung des Kanals erscheint durch vorgelagertes Gewebe geschlossen. Hyphen oder ein Stroma, mit dem die Perithecien in Zusammenhang stehen, bemerkt man nicht. Das Mycel in dem zerstörten Blattgewebe, aus dem die Perithecien entstanden sind, ist in den Schnitten nicht sichtbar. Infolge dieser Verhältnisse liegen die Perithecien völlig frei in dem zusammengedrückten toten Blattgewebe, und wenn man die Blätter vorher in Wasser eingeweicht hat, lassen sie sich mit einem spitzen Skalpell leicht unversehrt aus der Blattmasse herausheben; dabei bleibt in dem Gewebe ein rundes Loch zurück.

In reifen Perithecien findet man Schläuche mit Sporen, die dichtgedrängt im unteren Teile entspringen (Fig. 1). In älteren Zuständen scheinen sich dieselben, vielleicht infolge Nachrückens neuer, loszulösen, und so findet man ein schwer zu klärendes Gewirr in denselben, namentlich den größeren. Daneben kommen mitunter Desorganisationserscheinungen vor; man findet halbzersetzte Massen zwischen normalen Schläuchen oder den ganzen Perithecien-

inhalt in eine trübe Masse verwandelt. An Schnitten fand ich auch mitunter die Perithecien leer und Hyphen darin entwickelt. Gebilde, die als Paraphysen zu bezeichnen wären, sind zwischen den Schläuchen nicht vorhanden.

Die Schläuche (Fig. 5) sind keulenförmig, 45—55 μ lang, 9 bis 13 μ dick und unten in einen kurzen Stiel verschmälert. Ihre Wand ist unten dünn, im oberen Teile verdickt, dennoch aber zart und ihrer Lichtbrechungsverhältnisse halber wenig auffällig; sie färbt sich nicht mit Jod, Methylenblau oder Methylviolett in wässeriger Lösung. Am oberen Ende findet sich ein Porus, der von einem stark lichtbrechenden Ringe umgeben ist. Dieser Ring gewährt im mikroskopischen Bilde einen sehr eigenartigen Anblick; da sein Querschnitt kreisförmig ist, glaubt man zwei glänzende Kügelchen nebeneinander an der Spitze des Ascus zu sehen. An in Glyzerin oder Glyzeringelatine liegenden Präparaten bleibt der Ring auffällig, während die Membran fast unsichtbar wird. Die erwähnten Farbstoffe werden von dem Ringe, wie auch von den Sporen stark gespeichert.

Auch die Sporen sind sehr charakteristisch (Fig. 6). Sie sind farblos, zweizellig, länglich elliptisch, meist etwas unsymmetrisch, nach den Enden verjüngt, aber daselbst abgerundet, 12—16 μ lang und 4—6 μ dick; die Querwand liegt sehr nahe dem unteren Ende und teilt die Spore in eine große elliptische Zelle und eine kleine, deren Länge und Dicke nur ungefähr $^1/_5$—$^1/_4$ der Länge der großen beträgt, und die wie ein kleiner Anhang der Spore erscheint. Acht dieser Sporen liegen in jedem Ascus; sie bilden meist zwei unregelmäßige Längsreihen, wenigstens im mittleren Teil; ihre Achsen sind schräg zur Achse des Ascus geneigt.

Als ich versuchte, den Pilz zu bestimmen, fand ich eine große, aber nicht vollkommene Übereinstimmung mit der von Saccardo und Spegazzini (Mycoth. Ven. Nr. 1266) beschriebenen *Laestadia Veneta*, und Herr Prof. Dr. P. A. Saccardo, dem ich eine Probe des Pilzes einsandte, teilte mir mit, daß es sicher *Laestadia Veneta* sei. Aber der Pilz unterscheidet sich von den für die Gattung *Laestadia* und für die Art *L. Veneta* als charakteristisch angesehenen Merkmalen in mehreren wichtigen Punkten. Vor allem ist das Vorhandensein der Querwand am unteren Ende der Sporen nach meinen Erfahrungen ein völlig konstantes Merkmal. Herr Prof. Saccardo war daher geneigt, den Pilz in die Gattung *Apiospora* Sacc. zu stellen, die in der Beschaffenheit der Sporen mit

dem Platanenpilze übereinstimmt, und ich nannte ihn demgemäß in meiner vorläufigen Mitteilung (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. XII, 1902, p. 258) *Apiospora Veneta* Sacc. in litt. Ich kann aber auf Grund der weiteren Untersuchung diese Bezeichnung nicht mehr aufrecht erhalten. Für die Gattung *Apiospora* wird der Besitz von Paraphysen als charakteristisch angegeben, bei dem Platanenpilze fehlen dieselben. Ich habe auch zwei *Apiospora*-Arten, die mir im Herbar der Botanischen Staatsinstitute in Hamburg zugänglich waren, verglichen, nämlich *A. Montagnei* Sacc., Nr. 3157 in Rabenhorst-Winter, Fungi europaei, und *A. striola* (Pass.) Sacc., Nr. 2226 in Rabenhorst, Fungi europaei. Beide haben allerdings sehr ähnliche Sporen, aber die Schläuche sind oben dünnwandig und nicht mit Porus versehen. Den Perithecien fehlt der Schnabel, sie stehen in einer Reihe und sind durch eine Art Pseudostroma verbunden. Ferner habe ich *Apiospora Rhododendri* Oud. untersucht, die mir Herr Prof. Oudemans freundlichst zur Verfügung stellte. Nach den Angaben in der Diagnose von Oudemans (Révision des Champignons II, p. 219): „Un mamelon à peine perceptible etc.“ und „Asques s'ouvrant par un pore apical“ hätte man hier vielleicht eher Ähnlichkeit mit dem Platanenpilze vermuten können. Aber es haben weder die Perithecien einen derartigen Schnabel, noch die Asci einen derartigen Porus, wie die betreffenden Teile des Platanenpilzes. *Laestadia Veneta* ist also keine *Apiospora*.

Vielmehr muß der Pilz in die Familie der Gnomoniaceen gestellt werden. Über diese sagt Winter (Pilze II, p. 570, in Rabenhorst, Kryptogamenflora): „Das Charakteristische dieser Familie sind einmal die Asci, die typisch eine stark verdickte und von einem Porus durchsetzte Innenmembran am Scheitel besitzen, normal ohne Spur von Paraphysen sind, und in zweiter Linie das mehr oder weniger verlängerte Ostiolum, das nur selten kurz bleibt.“ Nun bleibt zwar bei dem Platanenpilze das Ostiolum in der Regel ziemlich kurz; daß es aber unter Umständen eine bedeutende Länge erreichen kann, wurde bereits hervorgehoben. Sodann entspricht der innere Bau des Schnabels durchaus demjenigen bei echten *Gnomonia*-Arten, wie zB. eine Vergleichung mit der von Frank (Krankh. d. Pfl., 2. Aufl. II, p. 450) gegebenen Abbildung der *Gnomonia erythrostoma* (Pers.) Auersw. zeigt. Auch den Porus der Asci zeichnet Frank ganz ähnlich, wie ich ihn bei dem Platanenpilze sehe, und ebenso haben die Sporen der *Gnomonia*

erythrostoma genau dieselbe Gestalt wie die des Platanenpilzes. Diese letzteren sind bei Frank allerdings merkwürdigerweise falsch dargestellt, nämlich einzellig und nur eine Reihe im Ascus bildend, aber schon Winter (Pilze II, p. 587) schreibt (1887) ausdrücklich: Sporen zweireihig, oblong-schwachkeulig, beidendig abgerundet, nach unten stärker verjüngt, nahe dem unteren Ende mit Querwand", und Oudemans (Révision des Champignons II, p. 228) hat später auf den Fehler Franks aufmerksam gemacht. Fadenförmige hyaline Anhängsel an den beiden Polen, die nach Winter bei *Gn. erythrostoma* und einigen anderen Arten „mitunter" vorhanden sind, und von denen Oudemans sagt: „qui pourtant semble(nt) disparaître bientôt" habe ich an dem Platanenpilze allerdings bisher nicht bemerkt. Davon ist übrigens auch in Brefelds Abbildung der *Gn. erythrostoma* (Untersuch. a. d. Gesamtgeb. d. Myc. X, 1891, Taf. VIII, Fig. 8), die im übrigen der Beschreibung Winters entspricht, nichts dargestellt.

Um jeden Zweifel zu heben, habe ich eine Anzahl *Gnomonia*-Arten aus dem Herbar der Botanischen Staatsinstitute verglichen, und zwar die folgenden: *Gn. amoena* (Nees) Ces. et de Not., *Gn. Cerastis* (Rieß) Ces. et de Not., *Gn. devexa* (Desm.) Auersw., *Gn. tubaeformis* (Tode) Auersw., [in J. Kunze, Fungi sel. exsicc. Nr. 109, 250, 108, 249], *Gn. Amygdalinae* Fuck. [in Thümen, Myc. univ. Nr. 653], *Gn. errabunda* (Rob.) Auersw., *Gn. vulgaris* Ces. et de Not. [in Krieger, Fungi saxon. Nr. 1677 u. 534], *Gn. erythrostoma* (Pers.) Auersw. [in Krieger, Schädl. Pilze, Nr. 86] und *Gn. leptostyla* (Fries) Ces. et de Not. Bei allen diesen Arten ist die Wand des Ascus im oberen Teile mehr oder weniger verdickt, das Verhalten gegen Farbstoffe dasselbe wie bei *Laestadia Veneta*, der Ring um den Porus in ähnlicher Weise vorhanden. Verschieden sind Größe und Gestalt der Asci, Größe und Querschnittsfigur des Ringes und namentlich die Gestalt der Sporen. *Gn. erythrostoma* und *Gn. errabunda* haben dieselbe Sporenform wie *Laestadia Veneta*, *Gn. erythrostoma* ist auch in bezug auf die Beschaffenheit des Ringes ähnlich, während derselbe bei *Gn. errabunda* eine länglich dreieckige Querschnittsfigur zeigt. Diese beiden Arten stehen *Laestadia Veneta* wohl am nächsten. Ihnen dürfte sich noch *Gn. inaequalis* Auersw. anschließen, die nach Winter (Pilze II, p. 587) dieselbe Sporenform hat. Die übrigen unterscheiden sich durch die in der Mitte (*Gn. leptostyla, Cerastis*) oder näher dem oberen Ende (*Gn. devexa*) befindliche Querwand,

durch einzellige (*Gn. tubaeformis*) oder durch sehr lange dünne Sporen (*Gn. vulgaris, amoena*). Die Asci der beiden letztgenannten Arten sehen daher am abweichendsten aus, während die von *Gn. leptostyla* und *tubaeformis* der *L. Veneta* etwas ähnlicher sind, die letzteren trotz der zylindrischen Form des Ringes.

Laestadia Veneta ist also künftig in die Gattung *Gnomonia* zu stellen und als *Gnomonia Veneta* zu bezeichnen. Sie ist der Sektion *Eugnomonia* einzufügen und gehört hier, falls die Sporenform eine natürliche Verwandtschaft bezeichnet, in die Nähe von *Gn. erythrostoma, errabunda* und *inaequalis.*

3. Reinkulturen aus Ascosporen.

Lange bemühte ich mich vergebens, die Perithecien zum Ausschleudern der Sporen zu veranlassen. Endlich gelang es Anfang Juni 1904. Das Resultat war aber spärlich, und es wird daher nicht leicht möglich sein, mittels geschleuderter Sporen Reinkulturen herzustellen, und noch weniger, Infektionen auszuführen.

Inzwischen hatte ich mich zur Gewinnung von Reinkulturen eines anderen Verfahrens mit Erfolg bedient. Die Perithecien lassen sich, wie schon oben erwähnt wurde, leicht aus den überwinterten Blättern herauslösen. Um sie von anhaftenden Keimen möglichst zu befreien, bringt man sie in einen Tropfen steriles Wasser und erneuert dieses einige Male. Dann zerdrückt man sie mit einem sterilen Skalpell und stellt unter dem Mikroskop fest, ob gut ausgebildete Schläuche und Sporen vorhanden sind. Es zeigt sich dabei, daß nicht jedes lospräparierte schwarze Körperchen ein Perithecium oder ein solches von guter Beschaffenheit ist, was auch mit den schon besprochenen Befunden der mikroskopischen Untersuchung übereinstimmt, und es ergibt sich daher die Notwendigkeit, die Perithecien einzeln zu behandeln.

Aus den auf die angegebene Weise gewonnenen, in sterilem Wasser verteilten Sporen erhält man verhältnismäßig leicht Reinkulturen. Mehrere Umstände erweisen sich dabei als förderlich. Da die Sporen infolge ihrer charakteristischen Gestalt leicht von andern Pilzsporen zu unterscheiden sind, so kann man ohne Schwierigkeit eine mit Sicherheit von dem Pilze herrührende Spore in der feuchten Kammer unter dem Mikroskop einstellen und ihre Entwicklung verfolgen, oder man kann auch an einer keimenden Spore noch einige Zeit nach der Keimung feststellen, daß sie von

dem Pilze herrührt. Selbst durch den Boden einer dünnen Petrischale und eine nicht zu dick gegossene Agarschicht in derselben lassen sich die Sporen mit einer schwächeren Vergrößerung noch erkennen. Wenn man bei diesen Aussaaten statt einer einzelnen Spore einen ganzen Ascus übertragen hat, was leicht vorkommt, so ist das für die Gewinnung von Reinkulturen kein Fehler, da Verunreinigungen dadurch nicht leicht entstehen, anderseits aber der ganze Ascus noch leichter kenntlich ist, und die Sporen in demselben gerade so leicht keimen, als wenn sie bereits frei sind. Außerdem erhält man auf diese Weise gleich ein kräftigeres Mycel. Ferner ist für die Herstellung von Reinkulturen das verhältnismäßig rasche Wachstum des Pilzes förderlich, durch das derselbe wenigstens gleichzeitig ausgesäten Bakterien gegenüber sehr bald im Vorteil ist. Endlich wird die Kontrolle der Reinheit durch das charakteristische Aussehen des Mycels, nachdem man dieses einmal kennen gelernt hat, wesentlich erleichtert.

Die Keimung der Ascosporen (Fig. 8—12) findet leicht und regelmäßig statt, und die Keimfähigkeit hält in den trocken aufbewahrten Perithecien den ganzen Sommer an. Noch Anfang Oktober gelang es, Keimungen hervorzurufen. In Wasser tritt in der Regel seitlich ein Keimschlauch hervor, der erheblich dünner bleibt als die Zelle (Fig. 8). Läßt man die Sporen aber auf Nähragar keimen, so werden die Keimschläuche bedeutend dicker, fast so dick wie die Spore selbst, und es treten nicht selten mehrere zugleich auf (Fig. 9—11). Auch die noch im Ascus enthaltenen Sporen keimen, wie schon erwähnt, leicht aus. Nach 24 Stunden sind kurze Keimschläuche vorhanden, nach 48 Stunden findet man kleine verzweigte Mycelien. Diese wachsen dann, wesentlich in der oberflächlichen Agarschicht, ziemlich rasch weiter; nach 4 Tagen haben die Mycelien etwa $^3/_4$ cm Durchmesser, und allmählich breiten sich dieselben über den ganzen verfügbaren Raum aus.

Das Aussehen der Reinkulturen ist in hohem Grade charakteristisch; übrigens ist die Ausbildung derselben etwas verschieden je nach der Art des verwendeten Nährbodens. Wenn das Mycel sich auf einer größeren Nährbodenfläche, zB. in einer Petrischale, ungestört entwickeln kann, nimmt es einen auffälligen zonenförmigen Wuchs an (Fig. 7 u. 41 links). Um die Impfstelle herum bilden sich abwechselnde helle und dunkle Ringe von sehr regelmäßiger konzentrischer Anordnung aus. In der Mitte liegt meist eine gleichmäßige Fläche von etwa 10 mm Durchmesser; die Breite

der dann folgenden Ringe beträgt ungefähr 1,5 mm. Finden sich mehrere Impfstellen in derselben Petrischale, so hört das Wachstum an den Stellen auf, wo zwei Mycelien aufeinander stoßen, hier entsteht eine scharfe Abgrenzung, während dort, wo kein Mycel entgegenkommt, freies Weiterwachsen bis an die Grenze des Substrats stattfindet. Auf Pflaumendekoktagar, der wenig färbende



Fig. 7. Reinkultur aus Ascosporen der *Gnomonia Veneta* auf Agar mit Platanendekokt erwachsen. Im durchfallenden Lichte photographiert. $\frac{1}{1}$. Vgl. Fig. 40 u. 41.

Stoffe enthält, bleibt auch das Mycel hell (Fig. 41); nur die dunkleren Zonen haben eine olivenbraune Farbe; bei der Untersuchung mit der Lupe meint man hier eine buschige Verästelung des Mycels zu erkennen, mit dem Mikroskope findet man zerstreute Konidien auf. Noch eigenartiger ist das Aussehen, welches die Kulturen auf Agar mit Dekokt von Platanenblättern annehmen (Fig. 7). Der Pilz übt eine gewisse Anziehung auf die braungefärbten Stoffe aus, die in dem Dekokt enthalten sind, und diese sammeln sich in

den dunklen Ringen an. Dazu kommt, daß sich die Konidienbildung hier lokalisiert. Es entstehen kleine braunschwarze Körperchen, an deren Oberfläche man weißliche Tröpfchen findet, die aus Konidien bestehen. Die dichte Ansammlung dieser Körperchen macht die dunkeln Zonen besonders auffällig (Fig. 7). Nach und nach erreichen einzelne eine Größe von 1,5 mm und darüber; mitunter ragen sie hoch aus dem Substrat hervor, in andern Fällen sind sie mehr oder weniger eingesenkt.

Kulturen in Petrischalen sind verhältnismäßig leicht der Verunreinigung ausgesetzt. Man kann aber schöne, haltbare Präparate daraus herstellen, wenn man sie mit Glyzerin durchtränkt. Nach derartigen, künstlich etwas gebleichten Präparaten sind die beigegebenen Abbildungen (Fig. 7, 40 u. 41) hergestellt. Kulturen in Röhren halten sich dagegen monatelang. Da das Mycel sich in den Röhren nicht so frei ausbreiten kann, wird das Aussehen der Kulturen nicht so charakteristisch; dennoch bleibt ihr Typus unverkennbar. Das Mycel dringt in der dickeren Agarschicht auch etwas mehr in die Tiefe. Mitunter bildet sich hier und da etwas Luftmycel; dasselbe zeigt eine blaßbräunliche Farbe, bleibt aber stets spärlich. Perithecien wurden, auch in alten Kulturen, auf Agarnährboden nicht gebildet.

Die mikroskopische Untersuchung der Reinkulturen deckt ziemlich mannigfaltige Erscheinungen auf. Die Hyphen treten in drei verschiedenen Ausbildungsformen auf, deren Zusammengehörigkeit nicht auf den ersten Blick einleuchtet, aber abgesehen von ihrem Vorkommen in derselben Reinkultur durch Verfolgung des Hyphenverlaufs auf längere Strecken direkt bewiesen werden kann. Manche Hyphen sind dick und durch zahlreiche Querwände gegliedert (Fig. 13); die Teilzellen sind nicht mehr als zweimal so lang wie dick und in der Regel tonnenförmig oder auch beiderseits neben den Querwänden angeschwollen, an diesen selbst also etwas eingeschnürt. Die Membranen sind derb und meist gelblich oder gebräunt.

Die zweite Hyphenform (Fig. 13 u. 21) besteht aus dünneren, eigentümlich starr aussehenden Fäden von gleichmäßiger Dicke und mit derben, gelblich gefärbten Membranen. Querwände sind nur spärlich vorhanden und nicht leicht zu sehen. Wo sich Querwände finden, und mehrfach auch an anderen Stellen finden sich Verdickungen, in Gestalt von gelblich gefärbten Ringen, der Wand außen aufgelagert (Fig. 15). Die Gesamterscheinung dieser Hyphen macht, von dem manchmal etwas welligen Verlauf abgesehen, den

Eindruck des Glatten; ihrer Verzweigung nach sind sie oft hirschgeweihähnlich (Fig. 21).

Die dritte Hyphenform (Fig. 13) sind zarte, farblose und glatte Fäden. Dieser Form gehört außer den feinsten Verzweigungen des Mycels auch das Luftmycel an, das oben erwähnt wurde. Ebenso würde man hierher die zuerst aus den Sporen entstehenden zarteren Hyphen rechnen können, die nur durch die bald auftretenden knorrigen Verzweigungen (Fig. 14) ihre Tendenz, in die anderen Hyphenformen überzugehen, verraten.

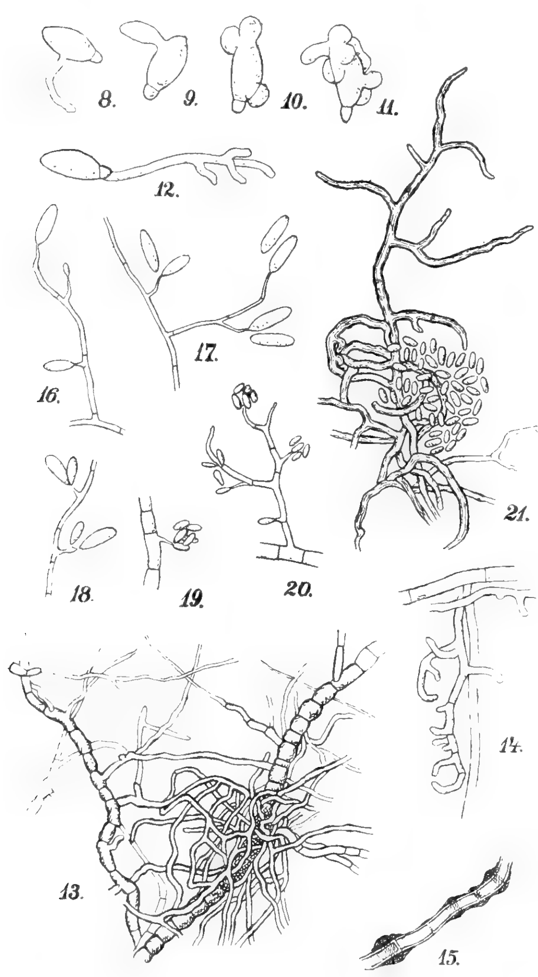


Fig. 8—21. *Gnomonia Veneta*. Fig. 8—12. Ascosporen, in Wasser (Fig. 8) und auf Nähragar keimend. $\frac{700}{1}$. — Fig. 13. Mycel mit drei Hyphenformen, aus einer Platanenagarkultur. $\frac{260}{1}$. — Fig. 14. Knorrige Verästelung noch zarter Hyphen. $\frac{480}{1}$. — Fig. 15. Ringförmige Verdickungen an dem „glatten“ Hyphentypus. $\frac{620}{1}$. — Fig. 16 u. 17. Zerstreute Konidienbildung am zarten Mycel. $\frac{700}{1}$. — Fig. 18—20. Bildung kleiner Konidien. $\frac{620}{1}$. — Fig. 21. Hyphen des „glatten“ Typus mit einem (kleinen) Konidienhaufen. $\frac{260}{1}$.

Wie schon angedeutet, wurde in den auf Pflaumendekoktagar erzogenen Kulturen die Bildung zerstreuter Konidien beobachtet. Wo dieselben genügend frei liegen, erkennt man, daß sie teils an den Enden zarter gegliederter Hyphen, hauptsächlich aber an den Enden kürzerer oder längerer seitlicher Ausstülpungen der Gliederzellen der Hyphen entstehen (Fig. 16 u. 17). Sie sind lang-oval und

und erreichen in der Regel eine Länge von 6—9 μ bei etwa 3 μ Dicke. Meist entstehen sie einzeln oder in ganz geringer Zahl. Es kommt aber auch vor, daß acht oder mehr an dem Ende einer Hyphe oder eines Seitenzweigs gebildet werden, und daß sie dann kleiner bleiben, nur 3—4 : 1,5 μ groß werden und in kugeligen Häufchen beisammen liegen (Fig. 18—20). Man würde hier eine andere Konidienart oder womöglich gar eine Verunreinigung vermuten können, wenn nicht die Bildung großer und kleiner Konidien unmittelbar nebeneinander beobachtet werden könnte, so daß in demselben kugeligen Häufchen neben den kleinen nicht selten eine oder zwei große Konidien vorhanden sind (Fig. 18; vgl. namentlich auch Fig. 31 u. 32).

In den Kulturen auf Agar mit Platanenblätterdekokt wurde eine derartige zerstreute Konidienbildung nicht gefunden. Hier bildeten sich an vielen Stellen Ansammlungen von so zahlreichen Konidien, daß wenigstens in den Stadien, die zur Untersuchung kamen, ihre Entstehung nicht mehr nachweisbar war (Fig. 21). In diesen Konidienhaufen entwickelt sich auch eine Mycelgrundlage aus verflochtenen Hyphen, die dem Typus der glatten, selten gekammerten Hyphen angehören. In den älteren Kulturen in Röhren oder Petrischalen gehen aus solchen Konidienansammlungen die großen (bis 1,5 mm), schwarzbraunen Fruchtkörper hervor, die bereits erwähnt wurden. Wenn dieselben gut ausgebildet sind, sind sie von einer braunschwarzen pseudoparenchymatischen Hülle rings umschlossen. In den inneren Hohlraum ragen von der Wand aus verschieden lange, farblose Sterigmen hinein, an deren Ende Konidien entstehen. Letztere sind farblos, einzellig, länglich-oval, 9 bis 12 μ lang, 3,5—4,5 μ dick; sie haben also ganz die Beschaffenheit der an freien Hyphen in denselben Kulturen entstehenden Konidien. Meist zerfällt der innere Hohlraum in eine Anzahl mehr oder weniger getrennter Abteilungen, indem Schichten gebräunter Hyphen, von denen auch wieder Konidienträger ausgehen, von der Wand aus in das Innere vordringen (Fig. 50). Es wird weiter unten noch auf diese Bildungen zurückzukommen sein.

Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit dieser Kulturen besteht in der Abscheidung einer großen Menge von Kristallen. Diese haben die Gestalt vierseitiger Säulen, denen an den Enden Pyramidenflächen, einen stumpfen Winkel bildend, aufgesetzt sind. Bei der Untersuchung mit polarisiertem Lichte erweisen sie sich als doppelbrechend. Sie sind unlöslich in kalter und auch in heißer

Essigsäure, in Salzsäure lösen sie sich langsam unter Korrosionserscheinungen, bei der Einwirkung von Schwefelsäure werden sie gleichfalls korrodiert und zerstört, es entstehen aber alsbald an ihrer Stelle neue Kristallmassen, aus büschelig gruppierten Nadeln gebildet. Die nachgewiesenen Merkmale sind diejenigen, aus denen man bei mikroskopischen Untersuchungen auf das Vorhandensein von Calciumoxalat schließt. Der Kalk stammt wahrscheinlich aus dem Agar; ich hatte als Nährboden für diese Kulturen noch den gewöhnlichen, nicht den nach dem Verfahren von Macé mazerierten Agar verwendet und vermag gegenwärtig auch nicht zu sagen, ob in Kulturen auf dem letzteren die Kristallbildung ausbleibt oder geringer ist. Die Oxalsäure dürfte ein Stoffwechselprodukt des Pilzes sein.

Es erschien wünschenswert, das Vorhandensein des oxalsauren Kalks auch makrochemisch nachzuweisen. Eigene Versuche nach dem auch von W. Benecke (Botan. Zeitung 1903, p. 85) angewandten Verfahren[1]), sowie eine Untersuchung, die auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. M. Dennstedt, Direktors des chemischen Staatslaboratoriums, Herr Dr. Voigtländer ausführte, scheiterten zunächst an der zu geringen Menge der Säure. Bei der Untersuchung eines etwas größeren Quantums wurde ein flockiger, schwach bräunlicher Niederschlag erhalten, der allerdings nicht das Aussehen der Calciumoxalatniederschläge hatte, sondern aus organischen Substanzen zu bestehen schien. Bei der mikroskopischen Untersuchung desselben fanden sich aber einzelne farblose Kristalle darin, die doppelbrechend waren und die Gestalt kurzer quadratischer Säulen mit anscheinend pyramidalen, aber nicht genau zu ermittelnden Endbegrenzungen hatten. Diese dürften aus gefälltem Calciumoxalat bestanden haben. Zu weiteren Versuchen war die Menge zu gering. Ich werde künftig gelegentlich versuchen, Kulturen in größerem Maßstabe anzulegen, um ein größeres Quantum der Kristalle zu gewinnen[2]).

Herr Dr. Kister vom hygienischen Institut in Hamburg legte während meiner Abwesenheit im Juli 1902 einige Reinkulturen des Ascosporenpilzes auf anderen Nährböden an, deren Verhalten ich

---

1) Auslaugen mit verdünnter Salzsäure, Neutralisieren mit Ammoniak, Kochen mit Natriumkarbonat, Filtrieren, das Filtrat mit Essigsäure ansäuern und mit Calciumacetat fällen.

2) Auf die Oxalsäurebildung durch Pilze hat bereits de Bary (Botan. Zeitung 1886, p. 400—404) aufmerksam gemacht.

kurz erwähnen möchte. Auf „Saurem Glyzerinagar“[1]) blieb das Mycel klein und farblos; in einiger Entfernung von der Impfstelle entstand aber eine dichtere Zone von ganz ähnlichem flockigen Aussehen, wie es in den Pflaumenagarkulturen gefunden wurde. Auf „Heydenagar nach Hesse“ und auf „Salzagar“[2]) war die Entwicklung noch geringer, doch konnte auf Heydenagar der flockige Bau noch erkannt werden. Auf „Gelatine“[3]) entstanden kleine Mycelien mit ziemlich typischer Entwicklung der Flöckchen; die Gelatine wurde verflüssigt. Auf Kartoffelstücken entstanden braune, eigentümlich gefaltete Mycelhäute.

Um dem Pilze ein den natürlichen Verhältnissen mehr entsprechendes Substrat zu geben, als der Agarnährboden ist, legte ich (im September) Kulturen auf Platanenblattstücken an, die in Röhren eingeschlossen und darin sterilisiert worden waren. Ein am Grunde der Röhre befindlicher angefeuchteter Wattebausch diente dazu, das Austrocknen möglichst aufzuhalten. Das Mycel kam zur Weiterentwicklung und drang offenbar wesentlich in das Innere der Blätter ein, da es äußerlich keine bemerkbaren Erscheinungen hervorrief. Nach einiger Zeit entstanden zahlreiche bräunliche Fleckchen, über die ganze Blattfläche verteilt, die sich als Konidienhäufchen auswiesen. Dieses Auftreten der Konidienhäufchen erinnert an die Art und Weise, wie die Konidienlager bei *Gloeosporium Platani* (Mont.) Oud. gebildet werden; es wird davon unten noch die Rede sein.

Später entstanden in diesen Kulturen auch Perithecien. Dieselben erreichten eine erhebliche Größe, bis 370 μ. Sie waren in das Substrat eingesenkt, aber in der Regel nur teilweise. Besonders auffällig aber war die große Länge, welche der Schnabel an den auf diese Weise erhaltenen Perithecien erlangte. Dieser letztgenannte Umstand wurde oben bereits als ein Argument für die Gnomoniaceen-Natur des Pilzes geltend gemacht (Fig. 4).

Die in der Reinkultur aus Ascosporen entstandenen Konidien keimen, in eine feuchte Kammer mit Nähragar übertragen, alsbald aus, wobei sie in der Regel einen seitlichen Keimschlauch, mitunter auch deren zwei bilden (Fig. 34—37). Die Keimschläuche sind verhältnismäßig dick, sie schwellen bald noch mehr an, so daß sie

---

1) Agar mit dem für bakteriologische Zwecke üblichen Zusatz von Fleischextrakt, Pepton, Kochsalz und außerdem 6 % Glyzerin, nicht neutralisiert.

2) Mit Fleischextrakt, Pepton und 3 % Kochsalz.

3) Mit dem üblichen Zusatz von Fleischextrakt, Pepton und Kochsalz.

so dick wie die Konidie oder noch dicker werden, und es entstehen seitliche Auswüchse, aus denen Verzweigungen hervorgehen. Sehr bald wächst das junge Mycel zu einer ansehnlichen Größe heran. Sein Aussehen und sein späteres Verhalten ist genau dasselbe, wie das des direkt aus Ascosporen hervorgegangenen Mycels, sowohl nach seinem mikroskopischen Verhalten, wie auch nach dem Aussehen größerer Kulturen in Petrischalen oder Röhren.

Am Schlusse dieses Abschnittes mögen die Angaben erwähnt werden, welche Brefeld (Unters. a. d. Gesamtgeb. d. Myc. X, 1891, p. 232—235) über die Nebenfruchtformen von *Gnomonia*-Arten macht. Bei *Gn. tetraspora*, *Agrimoniae* und *rostellata* erhielt er überhaupt keine Konidien, bei *Gn. setacea* solche an freien Trägern, bei *Gn. Cerastis* und *erythrostoma* Pykniden. Die Abbildungen des konidienbildenden Mycels von *Gn. setacea* (Brefelds Taf. VIII, Fig. 5) weisen bemerkenswerte Ähnlichkeiten mit den in Fig. 16—20 und 28—32 der vorliegenden Arbeit dargestellten Gebilden auf.

4. Die *Gloeosporium*-Formen auf den Blättern.

Die durch das *Gloeosporium nervisequum* hervorgerufene sommerliche Blattkrankheit der Platanen beginnt Anfang bis Mitte Juni. Zuerst findet man, und zwar nur bei sorgfältigem Suchen, auf einzelnen Blättern kleine, braune Flecken auf der Hauptrippe oder den stärkeren Nebenrippen. Später hat sich die Bräunung an den Rippen entlang weit verbreitet und auch das angrenzende Blattgewebe beiderseits $^1/_2$ cm weit oder weiter ergriffen. Jetzt gewähren die erkrankten Blätter eine sehr auffällige Erscheinung.

Nach einiger Zeit werden Konidienlager sichtbar; ich fand sie zuerst am 24. Juni. Dieselben scheinen unter den gewöhnlichen Umständen nur längs der Rippe zu entstehen, zwar vorwiegend auf der Oberseite, doch auch vielfach an der Unterseite der Rippe. Sie erscheinen als bräunliche bis schwarze Pünktchen oder Strichelchen, die sich ein wenig höckerartig über das Substrat erheben, und erreichen eine Länge von 100—350 μ bei einer Breite von 80—200 μ.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die erkrankten und gebräunten Gewebe Pilzmycel enthalten. Im Lumen der langgestreckten Zellen der die Gefäße begleitenden Gewebe der Blattrippen verlaufen dicke, plasmareiche Hyphen mit dünnen Wänden

(Fig. 22); sie dringen, die Wände, auch die Seitenwände durchbohrend, aus einer Zelle in die Nachbarzelle ein. Mit dieser Art des Hyphenverlaufs steht die Ausbreitung der Flecken längs der Rippen in Zusammenhang. In den eigentlichen Gefässen habe ich keine Hyphen nachweisen können, wohl aber fanden sie sich nicht selten in den unmittelbar an Gefäße angrenzenden Zellen. Im Mesophyll der gebräunten Teile der Blattspreite sind die Hyphen

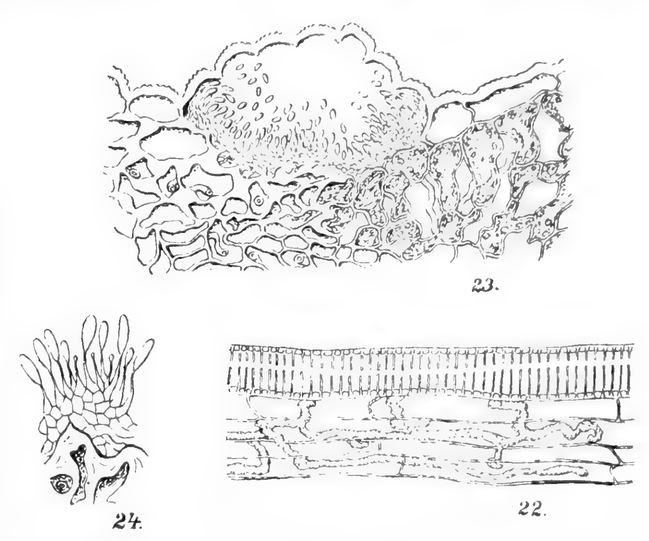


Fig. 22—24. *Gloeosporium nervisequum.* Fig. 22. Mycel im Gewebe der Blattrippe. $\frac{260}{1}$. — Fig. 23. Konidienlager an der Grenze der Blattrippe und der Spreite. Mycel im Lumen der Zellen der Rippe (links) und in den Intercellularen des Mesophylls (rechts). $\frac{260}{1}$. — Fig. 24. Teil der konidienbildenden Schicht. $\frac{600}{1}$. Vgl. Fig 43 u. 49.

nicht besonders zahlreich. Geeigneter als die Untersuchung dünner Paraffinschnitte erwies sich die Behandlung mit der Hand hergestellter Schnitte mittels aufhellender Substanzen (Natriumhypochlorit, Milchsäure, Chloralhydrat). Auf diese Weise konnte ich mich überzeugen, daß auch im Mesophyll der braunen Blattflecken Mycel vorhanden ist, und zwar verlaufen die Hyphen hier intercellular (Fig. 23, rechts).

Die Konidienlager (Fig. 23) entstehen an Stelle einer Gruppe nebeneinander liegender Epidermiszellen, die sie bis zur Unkenntlichkeit verändern. Es scheint, daß sie auch die Membranen vielfach durchbohren und in das Innere der Zellen eindringen; behandelt man ein Lager nacheinander mit Natriumhyposulfit, Kali-

lauge und Chlorzinkjod, so lassen sich Reste der Membran zwischen den Hyphen nachweisen. Dagegen bleibt die Kutikula dieser Zellen als zusammenhängendes Häutchen erhalten; sie überspannt anfangs das Konidienlager, wird dann durch die anwachsende Konidienmasse gehoben und gedehnt und zuletzt zerrissen. Wenn sich die Konidienlager ungestört durch äußere Agentien entwickeln, bleiben die Konidien beisammen und verkleben durch eine zwischen ihnen befindliche Substanz zu einer wachsartigen Masse. Unter solchen Umständen erreichen die Lager eine nicht unbedeutende Höhe, wenn sie auch wesentlich kleiner bleiben als die von *Phleospora Ulmi*. Leclerc du Sablon (Rev. gén. de Bot. IV, 1892, Taf. 20, Fig. 1) bildet derartige Konidienlager ab, und ich habe sie gelegentlich ähnlich gesehen. Die konidienbildende Schicht ist ein flaches pseudoparenchymatisches Gewebe, das sich am Rande ein wenig emporhebt, aber in keiner Weise den Eindruck einer Peridie macht, wenigstens in jüngeren Zuständen. An älteren Lagern ist mitunter eine merkliche Braunfärbung dieses Gewebes vorhanden, und es lassen sich daraus Beziehungen herleiten zu den mit Gehäuse umgebenen Konidienfrüchten, von denen weiter unten noch die Rede sein wird. Von diesem Gewebe entspringen 5—10 μ lange Hyphen, an deren Enden die Konidien entstehen (Fig. 24). Diese sind länglich oval, 9—13 μ lang, 4—5 μ dick, dünnwandig und farblos. Die von Allescher (Pilze VII, p. 491) angegebenen Maße (Konidien 12—15 : 4—6, Sterigmen 20—25 : 2,5—3) scheinen mir etwas reichlich hoch zu sein.

Außer *Gloeosporium nervisequum* ist noch ein zweites auf den Blättern der Platanen lebendes *Gloeosporium* beschrieben worden, nämlich *Gl. Platani* (Mont.) Oud. Als unterscheidende Merkmale werden die geringere Länge der Konidienträger (5—6 μ), sowie das über die Blattspreite zerstreute Auftreten der Konidienlager angegeben, während in bezug auf Größe und Gestalt der Konidien Übereinstimmung besteht. Bei der Untersuchung einer von Herrn Prof. Oudemans mir freundlichst übersandten Probe fand ich als weiteren Unterschied, daß die Konidienlager von *Gl. Platani* unter der Epidermis entstehen und anfangs von der ganzen Epidermis bedeckt bleiben. Die Konidien fand ich zwar kleiner, als sie Allescher (Pilze VII, p. 491) angibt, aber übereinstimmend mit denen von *Gl. nervisequum* (9—13 : 4—5 μ). Trotz der eben genannten Unterschiede aber sehe ich mich genötigt, mich der Ansicht von Leclerc du Sablon und Beauverie anzuschließen,

welche *Gl. Platani* für identisch mit *Gl. nervisequum* halten. Daß die Länge der Sterigmen kein entscheidendes Merkmal abgeben kann, ist schon von Leclerc du Sablon (a. a. O., p. 477) hervorgehoben worden. Noch wichtiger erscheint mir der Umstand, daß Konidienlager, die als *Gl. Platani* bestimmt werden müssen, in Zusammenhang mit *Gl. nervisequum* und auf denselben Blattflecken auftreten. Die Konidienlager des *Gl. nervisequum* finden sich in der oben angegebenen Weise typisch nur an den Blattrippen. Untersucht man aber Querschnitte durch die angrenzenden, vom Pilze gebräunten Partien der Blattspreite, so findet man nicht selten, oft in unmittelbarer Nähe von *nervisequum*-Lagern und mit diesen in demselben Schnitte, Pilzlager unter der unteren Epidermis und diese sprengend und emporhebend, die von *Gl. Platani* nicht zu unterscheiden sind. Allerdings sind diese *Platani*-Lager auf den noch an den Bäumen befindlichen Blättern keine regelmäßigen Begleiter der *nervisequum*-Infektionen. Sie treten aber auf, wenn mit *Gl. nervisequum* infizierte Blätter im Herbst eine Zeitlang am Boden gelegen haben, oder wenn man ein mit *Gl. nervisequum* infiziertes Blatt einige Zeit in einer feuchten Kammer hält. Man sieht dann zerstreut über die ganze vom Pilze befallene Blattspreite Konidienlager auftreten, ganz in der Weise, wie es für *Gl. Platani* angegeben wird, und auch entsprechend der von Allescher (Pilze VII, p. 492) reproduzierten Abbildung von Saccardo (Fung. ital., tab. 1059). Es schien mir indessen, als ob diese Lager nicht immer unter der Epidermis hervorbrechen, sondern auch oberflächlich gebildet werden, und jedenfalls werden sie nicht selten größer, als die *Platani*-Lager in der Regel sind. Ähnliche Lager entstanden auch in Reinkulturen auf sterilisierten Blättern, wie oben bereits erwähnt wurde. In den erwähnten Verhältnissen zeigt sich eine gewisse Vielgestaltigkeit der Konidienlager des Platanenpilzes. Die späteren Abschnitte werden dafür noch weitere Belege bringen.

5. Reinkulturen aus Blattkonidien.

Wenn man die auf einem Konidienlager sitzende wachsartige Masse mit einem spitzen Skalpell ablöst und in Wasser bringt, so verquillt die die Konidien zusammenhaltende Substanz, und diese verteilen sich in dem Wasser. Nimmt man diese Operationen mit sterilen Gerätschaften und sterilem Wasser vor, so erhält man die Konidien in solcher Reinheit, daß Impfungen auf Nähragar in der

Regel ohne weiteres Reinkulturen ergeben. Als Nährboden diente auch hier in erster Linie Agar mit Pflaumendekokt und mit Platanenblätterdekokt. Zu den im folgenden beschriebenen Kulturen wurden die Konidien aus den Lagern an den Blattrippen verwendet, also das echte *Gl. nervisequum.*

Die Konidien sind gleich nach ihrer Bildung keimfähig und bewahren an trocken aufgehobenen Blättern ihre Keimfähigkeit den ganzen Sommer, sodaß ich noch am 9. Oktober Keimungen hervorrufen und Kulturen erziehen konnte. In der oben beschriebenen feuchten Kammer kann man die Keimung leicht Schritt für Schritt und bis zur Bildung umfangreicher, wieder Konidien bildender Mycelien verfolgen. Die Keimungsvorgänge sind genau dieselben, wie die der Konidien, die in den aus Ascosporen hervorgegangenen Kulturen gebildet werden. Es tritt seitlich ein Keimschlauch hervor, der bald anschwillt, Auswüchse bildet und sich verzweigt (Fig. 25 u. 26). Es kann auch gegenüber oder an einer anderen Stelle der Konidie noch ein zweiter Keimschlauch entstehen. Nach wenigen Tagen ist ein ausgebildetes Mycel vorhanden (Fig. 27). Das Aussehen, welches dieses Mycel auf den verschiedenen zur Verwendung gekommenen Nährböden annimmt, ist genau dasselbe, wie das der entsprechenden, aus Ascosporen der *Gnomonia Veneta* erhaltenen Kulturen. Auf Pflaumenagar entstehen dieselben olivenbraunen, in ihrem

Fig. 25—33. *Gloeosporium nervisequum.*
Fig. 25 u. 26. Konidien, auf Nähragar keimend. $\frac{700}{1}$. — Fig. 27. Desgleichen, späteres Stadium. $\frac{700}{1}$. — Fig. 28—30. Zerstreute Konidienbildung am zarten Mycel. $\frac{700}{1}$. — Fig. 31 u. 32. Bildung kleinerer Konidien. $\frac{600}{1}$. — Fig. 33. Mycel, dicke kurzgliederige und „glatte“ Hyphen zeigend. $\frac{480}{1}$.
Fig. 34—37. Keimung der Konidien aus einer Reinkultur der *Gnomonia Veneta.* $\frac{700}{1}$.
Fig. 38—39. Keimung der Konidien des Rindenpilzes (s. Fig. 42 u. 43). $\frac{700}{1}$.

feineren Bau buschig aussehenden Zonen (Fig. 41 rechts), und die mikroskopische Untersuchung weist dieselben zerstreut gebildeten Konidien in ihnen nach (Fig. 28—30). Auch die Bildung kugeliger Häufchen kleinerer Konidien, denen einzelne größere beigemengt sind, tritt in derselben Weise ein (Fig. 31 u. 32). Die Kulturen auf Agar mit Platanenblätterdekokt entwickeln dieselbe scharf ausgeprägte zonenartige Anordnung (Fig. 40), dieselbe An-

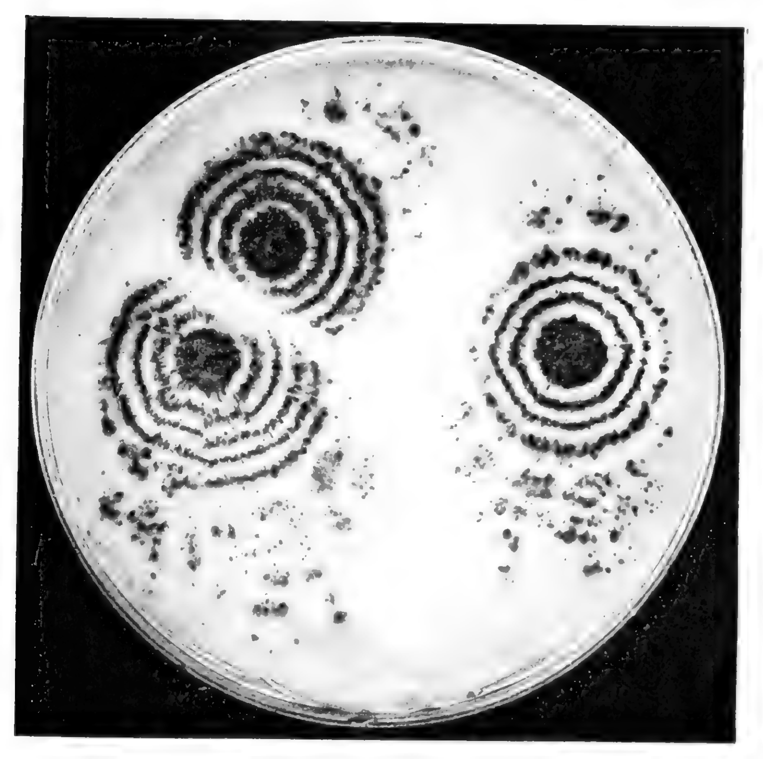


Fig. 40. Reinkultur aus Konidien des *Gloeosporium nervisequum*, auf Agar mit Platanendekokt erwachsen. Im durchfallenden Lichte photographiert. $\frac{1}{1}$. Vgl. Fig. 7.

sammlung braunen Farbstoffs, dieselben allmählich größer und schwarz werdenden Konidienhäufchen, auf denen man die Konidien in Gestalt grauweißer Tröpfchen bemerkt, dieselben größeren, von einer schwarzen peridienartigen Hülle umgebenen Konidienfruchtkörper, wie die aus den Ascosporen erzogenen Kulturen; auch das spärliche weiße Luftmycel fehlt nicht. Die mikroskopische Untersuchung weist dieselben drei Mycelformen nach (Fig. 33); kurz, es

ist mir unmöglich, zwischen den auf Nähragar aus Ascosporen und den auf demselben Substrat aus Konidien erzogenen Kulturen auch nur den leisesten Unterschied aufzufinden.

Auch auf den übrigen zur Verwendung gekommenen Nährböden, saurem Glyzerinagar, Heydenagar, Salzagar, sterilen Kar-



Fig. 41. Teile von Reinkulturen auf Pflaumenagar, zur unmittelbaren Vergleichung nebeneinander im durchfallenden Lichte photographiert. Links: Reinkultur aus Ascosporen von *Gnomonia Veneta*. Der dunkle Fleck in der Mitte ist das zur Überimpfung aufgelegte Agarstückchen mit Mycel. Rechts: Reinkultur aus Konidien von *Gloeosporium nervisequum*. Direkt und an mehreren Stellen zugleich erhalten, daher (ganz rechts) unregelmäßiger und ohne Mittelfleck. $\frac{1}{1}$.

toffelstücken und auf sterilisierten Platanenblättern traten genau dieselben Erscheinungen ein, wie an den aus Ascosporen entstandenen Mycelien. Nur insofern verhielten sich die Kulturen auf sterilen Blättern verschieden, als ich in den aus Konidien erzogenen keine Perithecien erhielt. Ich habe aber diese Versuche bisher nicht wiederholen können; auch wäre es möglich, daß gerade in dem Verhalten in bezug auf die Fruchtkörperbildung die unter-

scheidenden Merkmale der sporogenen und der konidiogenen Mycelien zu suchen sind. Ich verweise auf das oben besprochene, in bezug auf die Konidienbildung auch etwas verschiedene Verhalten der Mycelien von *Mycosphaerella Ulmi*.

Die Übereinstimmung zwischen den aus den Ascosporen der *Gnomonia Veneta* (*Laestadia Veneta*) und den aus den Konidien des *Gloeosporium nervisequum* hervorgegangenen Reinkulturen, die durch die beigegebenen Abbildungen noch weiter erläutert wird[1]), ist bis in die Einzelheiten eine so vollkommene und infolge des charakteristischen Aussehens der Kulturen eine so frappante, daß damit allein ein völlig ausreichender Beweis für die Zugehörigkeit des erwähnten Ascosporenpilzes zu dem *Gloeosporium* gegeben ist. Ich habe diese Zusammengehörigkeit zuerst im Jahre 1902 durch eine große Zahl von Kulturen festgestellt. In den Jahren 1903 und 1904 wurden die Versuche wiederholt, indem ich jedesmal wieder von Ascosporen sowie von Konidien ausging, und es wurden in allen Fällen genau dieselben charakteristischen Mycelien erhalten. Eine weitere Bestätigung findet die Zusammengehörigkeit in dem regelmäßigen Auftreten der *Gnomonia Veneta* auf überwinterten erkrankten Platanenblättern, in dem Fehlen derselben auf überwinterten nicht erkrankten, sowie namentlich in den unten zu besprechenden Infektionsversuchen.

Es ist an dieser Stelle nochmals darauf hinzuweisen, daß Leclerc du Sablon bereits aus Konidien Reinkulturen erzogen hat. Die Abbildungen der in diesen künstlichen Kulturen erhaltenen Konidien, die Leclerc du Sablon seiner Arbeit beigibt (Taf. 20, Fig. 9—11), sind zwar etwas reichlich schematisch gezeichnet, beziehen sich aber ohne Zweifel auf Bildungen, die den oben beschriebenen, in der Kultur erhaltenen Konidien genau entsprechen. Auch die Angaben, die Leclerc du Sablon über die Beschaffenheit der Hyphen macht, lassen vermuten, daß er dieselben Mycelien aus Konidien erhalten hat; indessen beschreibt er das makroskopische Aussehen seiner Kulturen nicht näher.

6. Die Konidienform auf den Zweigen.

Außer den braunen Flecken auf den Blättern, die eine auffällige und in die Augen springende Erscheinung sind, treten an

1) Man vergleiche insbesondere Fig 7 mit 40, Fig. 41 links mit rechts, Fig. 16—20 mit 28—32.

den durch *Gloeosporium nervisequum* erkrankten Bäumen noch andere Schädigungen auf, die man zwar erst bei sorgfältigerem Nachsehen findet, die aber in ihrer Wirkung nachhaltiger und verhängnisvoller sind. Den oben erwähnten älteren Beobachtern sind diese Erscheinungen nicht entgangen, und Southworth, Leclerc du Sablon und Beauverie haben dieselben auch mit *Gloeosporium nervisequum* in Verbindung gebracht. Ein strenger Beweis für den Zusammenhang derselben mit der Blattkrankheit ist aber bisher nicht geführt worden.

Zunächst ist das plötzliche Welk- und Trockenwerden junger Triebe zu nennen, die sich eben erst aus den Knospen entfaltet haben, und deren Blätter noch nicht über 5 cm groß geworden sind. Da sich dieses Welkwerden im Frühjahr zeigt, so lange sich noch junge Triebe entwickeln, könnte man geneigt sein, es auf eine Frostwirkung zurückzuführen. Sieht man aber genauer nach, so zeigt sich, daß nach abwärts von der welken Spitze stets irgendwo eine tote Stelle an dem Zweige vorhanden ist, sei es, daß der welkende Zweig der Haupttrieb und der tote ein Seitentrieb desselben ist, sei es, daß der welkende Zweig der Seitentrieb eines stärkeren Zweiges ist, der in seinem oberen Teile tot ist. Von dem toten Zweige aus hat sich die Erkrankung auf den welkenden Zweig fortgesetzt und die Zufuhr von Saft und Nahrung zu den Blättern gestört.

Die erwähnten toten Zweige sind die am wenigsten auffällige Erscheinung an den kranken Platanen, aber man findet sie bei genauerem Nachsehen in Menge. Irgend eine Pilzbildung ist an denselben äußerlich meist nicht wahrzunehmen. Sticht man aber zur geeigneten Zeit (etwa im Juni) mit einem scharfen Messer die Lenticellen heraus und bringt sie in ein Tröpfchen Wasser, so bemerkt man in diesem unter dem Mikroskop alsbald massenhafte Konidien, die in Gestalt und Größe denen des *Gloeosporium nervisequum* vollkommen entsprechen. Man stellt leicht fest, daß unter jeder Lenticelle ein Konidienlager vorhanden ist.

An Querschnitten erkennt man, daß das Korkgewebe der Lenticelle emporgehoben ist, und daß sich darunter ein linsenförmiger Raum von 500—900 μ Breite und 150 μ und mehr Höhe befindet, der ganz mit Konidien angefüllt ist (Fig. 42). Mit bloßem Auge oder mit der Lupe sieht man die Konidienmasse als weißen Fleck im Gewebe. Die Konidien sind länglich oval, an beiden Enden abgerundet oder etwas zugespitzt, 8—12 μ lang, 3—4,5 μ

dick (Fig. 43). Sie entstehen an 5—15 μ langen Sterigmen, die von einem dünnen pseudoparenchymatischen Pilzgewebe ausgehen, welches die ganze Wand des Hohlraumes ringsum auskleidet, sodaß also auch von der Decke aus Konidien gebildet werden (Fig. 42). Durch einen Riß, der sich im Gewebe der Lenticelle bildet, können die Konidien nach außen gelangen.

In dem unter dem Konidienlager liegenden Gewebe findet man das Mycel des Pilzes. Die Hyphen sind hier hauptsächlich im Lumen der Zellen enthalten. Besonders charakteristische Bilder ergeben sie in den sklerenchymatischen Elementen der Rinde

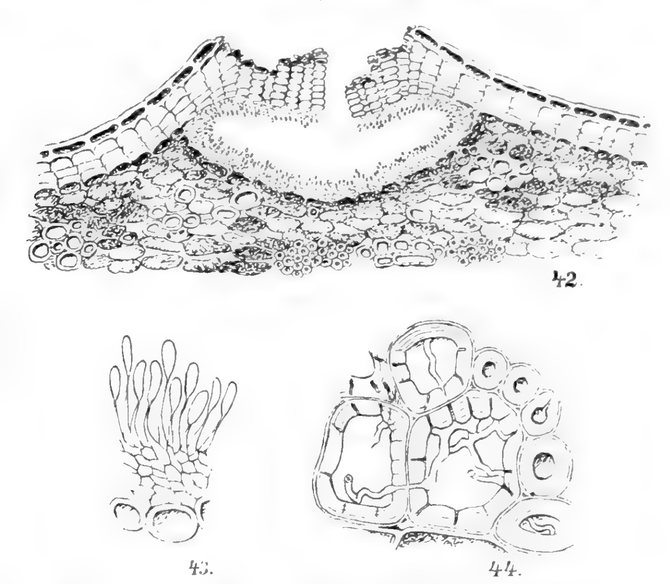


Fig. 42—44. *Discula Platani (Myxosporium valsoideum).*
Fig. 42. Konidienlager in der Rinde unter einer Lenticelle. $\frac{85}{1}$. — Fig. 43. Teil der konidienbildenden Schicht. $\frac{600}{1}$. Vgl. Fig. 24 u. 49. — Fig. 44. Sklerenchymzellen der Rinde mit Mycel. $\frac{480}{1}$.

(Fig. 44). Hier sind sie gewöhnlich etwas derbwandig und dem oben erwähnten glatten Hyphentypus der Reinkulturen ähnlich. Mitunter kann man deutlich sehen, wie sie durch die Porenkanäle von Zelle zu Zelle gelangen. Die Hyphen dringen aber auch in die Markstrahlen ein und gelangen bis in das Mark; ebenso findet man sie vereinzelt im Holzkörper in den Gefäßen. Ihr Nachweis ist etwas mühsam, da sie nie massenhaft vorhanden, sondern immer nur in einzelnen Zellen enthalten, und da sie dabei farblos und von wenig auffälliger Beschaffenheit sind. Die mitgeteilten Beobach-

tungen bestätigen die auf das Mycel bezüglichen Angaben von Leclerc du Sablon und Beauverie.

Man kann die Frage stellen, ob die eben besprochenen Konidienlager nur unter Lenticellen entstehen. Tatsächlich habe ich sie, wie schon bemerkt, stets unter Lenticellen, und an den untersuchten Zweigen unter jeder Lenticelle gefunden. Damit ist allerdings nicht bewiesen, daß sie nicht auch an anderen Stellen auftreten können. Ich habe aber diese Frage, da sie mir einstweilen keine sehr wesentliche Bedeutung zu haben schien, nicht weiter verfolgt.

Endlich ist noch eine Erscheinung an den Zweigen des erkrankten Baumes zu erwähnen, die höchstwahrscheinlich mit dem vorliegenden Rindenpilze in Zusammenhang steht und dann als ein Heilungsprozeß angesehen werden muß. Es finden sich nämlich an den jungen, federkiel- bis fingerdicken Zweigen vielfach auffällige Wundstellen mit Überwallungserscheinungen von sehr gleichmäßiger Beschaffenheit. Auf einer mehrere Zentimeter langen Strecke ist der Zweig einseitig abgestorben, die Rinde vertrocknet und oft abgelöst, sodaß der verwitterte Holzkörper frei liegt. Von beiden Seiten her haben sich kräftige Überwallungswülste gebildet. In einem speziellen Falle ist das erstjährige Holz fast ganz abgestorben und gebräunt. An den kleinen verschont gebliebenen Sektor ist im zweiten und dritten Jahre eine mächtige Holzmasse angelagert, die samt der zugehörigen Rinde den toten Holzkörper so umwallt hat, daß nur ein Drittel seines Umfanges, auf der dem verschont gebliebenen Teile gegenüber liegenden Seite, frei liegt. Andere Wundstellen sind abweichend, aber doch im wesentlichen ähnlich gebildet.

Man sieht keinen Grund, warum die jungen Zweige durch mechanische Ursachen so regelmäßig in dieser Weise verletzt sein sollten, und es entsteht daher der Verdacht, daß der Rindenpilz der Urheber der Erscheinung sei. Dafür spricht zunächst der Umstand, daß man in der Wundfläche in der Regel den Stumpf eines abgestorbenen Zweiges, mitunter auch den Zweig selbst noch findet. Der Pilz dürfte also, von dem toten Zweige aus gegen den Hauptzweig vordringend, zunächst dessen Rinde teilweise getötet haben, dann aber im Weiterumsichgreifen gehemmt worden sein. Das angrenzende gesunde Kambium hat begonnen, die Wunde zu überwallen. Zur Stütze dieser Ansicht kann ich weiter anführen, daß ich in den Gefäßen des abgetöteten Holzes in der Nähe der

mit braunen Massen erfüllten Markstrahlen Pilzhyphen fand, welche denen gleichen, die in den Gefäßen von *Gloeosporium* ergriffener Zweige enthalten sind. Ein strenger Beweis für die Richtigkeit der Vermutung ist dieser Befund natürlich nicht; man müßte die Entwicklung der Erscheinung verfolgen oder in dem toten Gewebe die Fruchtkörper des Pilzes nachweisen.

Letztere zu finden, habe ich natürlich versucht, und es gelang auch, an den Stellen, die sonst von den Fruchtkörpern des Rindenpilzes eingenommen werden, oder wo diese sich vielleicht vorher befunden hatten, Fruchtkörper eines Pilzes zu finden, die allerdings mit den gesuchten eine gewisse Ähnlichkeit haben, sich aber durch die winzig kleinen Konidien unterscheiden. Der Gedanke, daß es sich hier sozusagen um eine Degenerationsform unseres Schmarotzers handle, ist zwar nicht ohne weiteres abzuweisen, da der Übergang von größeren zu kleineren Konidien in Reinkulturen beobachtet wurde. Für wahrscheinlicher halte ich es aber doch, daß es ein späterer Ansiedler ist, der die von dem ersten Bewohner übrig gelassenen Reste ausnutzt. Was den Namen desselben betrifft, so besteht am meisten Ähnlichkeit mit *Cytospora Platani* Fuck., die ich auch in einem Exsikkat verglichen habe, aber doch keine vollkommene, da die Konidien erheblich kürzer sind. Es hat mir bisher an Zeit und geeignetem Material gefehlt, diesen Gegenstand weiter zu untersuchen.

Das wiederholt konstatierte Vorkommen des im voraufgehenden besprochenen Rindenpilzes auf den von *Gloeosporium nervisequum* befallenen Bäumen und die Übereinstimmung seiner Konidien mit denen des Blattpilzes macht die Zugehörigkeit desselben zu *Gloeosporium nervisequum* und demnach zu *Gnomonia Veneta* in hohem Grade wahrscheinlich. Um den Beweis für diese Zusammengehörigkeit zu bringen, habe ich auch von dem Rindenpilze Reinkulturen hergestellt. Es ergab sich, daß das Verhalten der Konidien des Rindenpilzes bei der Keimung (Fig. 38 u. 39) genau dasselbe ist, wie das der Konidien von den Blättern, und daß die aus den Rindenkonidien erzogenen Reinkulturen mikroskopisch und makroskopisch denjenigen vollkommen gleichen, die aus Konidien des *Gloeosporium nervisequum*, bezugsweise aus Ascosporen der *Gnomonia Veneta* erhalten waren.

Somit ist durch das Verfahren der Reinkultur bewiesen, daß der vorliegende Rindenpilz in den Entwicklungskreis der *Gnomonia*

Veneta gehört und also als eine rindebewohnende Form des *Gloeosporium nervisequum* angesehen werden muß.

Einige weitere Erörterungen machen aber noch die Namen nötig, unter welchen dieser Pilz von den bisherigen Beobachtern beschrieben worden ist. Leclerc du Sablon und Beauverie, die sich bereits für die Identität desselben mit *Gloeosporium nervisequum* ausgesprochen haben, bezeichnen ihn als *Gloeosporium valsoideum* Sacc. Über die Richtigkeit dieser Bestimmung kann man nach Vergleichung der Diagnosen, zB. bei Allescher (Pilze VII, p. 424, in Rabenhorst, Kryptogamenflora) kaum zweifelhaft sein; auch das wichtigste Merkmal in der Familiendiagnose der Melanconiaceen: „ohne eigentliches Fruchtgehäuse" (Allescher, p. 444) paßt ohne Schwierigkeiten. Eine weitere Bestätigung lieferte mir die Untersuchung der beiden als *Myxosporium valsoideum* (Sacc.) Allescher bezeichneten Exsikkaten Nr. 4388 in Rabenhorst-Pazschke, Fung. europ. et extraeurop. (auf *Platanus occidentalis*) und Nr. 675 in Vestergren, Micromyc. rar. sel. (auf *Pl. orientalis*) In der erstgenannten Probe fand ich auch einen kleinen Zweig, der an zwei Stellen die oben erwähnten Überwallungserscheinungen zeigte, ein Umstand, der sich gleichfalls für den ursächlichen Zusammenhang dieser Erscheinung mit dem Pilze anführen läßt.

Nun hat aber Allescher das *Gl. valsoideum* in die Gattung *Myxosporium* Link versetzt, nicht, weil er von der wesentlichen Verschiedenheit überzeugt ist — er hebt vielmehr die innere Verwandtschaft mit *Gloeosporium nervisequum* ausdrücklich hervor —, sondern weil die konsequente Durchführung der Unterscheidung der beiden Gattungen *Gloeosporium* und *Myxosporium* es erfordert (Pilze VII, p. 451 u. 524). Es folgt daraus aber, daß die Unterscheidung dieser beiden Gattungen eine unnatürliche ist; es ist möglich, daß durch dieselbe auch noch in andern Fällen die natürliche Verwandtschaft zerrissen wird, und es muß daher das Ziel gesteckt werden, geeignetere Gesichtspunkte für die Gruppierung der in diesen Gattungen untergebrachten Pilze zu finden.

Zu einem ganz anderen Resultat kam v. Tavel (Bot. Zeitung 1886, p. 830) bei der Bestimmung des vorliegenden Rindenpilzes. Wenigstens ist für mich kein Zweifel möglich, daß der Pilz, den v. Tavel als *Discula Platani* (Peck.) Sacc. beschreibt, nichts anderes ist, als der mir vorliegende. Auf die Ähnlichkeit der Konidien und der Konidienträger mit denen des *Gloeosporium nervisequum* und das gemeinsame Auftreten hat v. Tavel (p. 831)

bereits selbst aufmerksam gemacht. Seine Abbildungen (Fig. 4 u. 5) stimmen sehr gut mit den an meinem Material vorhandenen Erscheinungen überein[1]). Nur das pseudoparenchymatische Gewebe, dessen Hyphen senkrecht gegen das Periderm wachsen und dieses heben (v. Tavels Fig. 3 und 4), und das dann nach v. Tavel durch das Konidienlager verdrängt wird, finde ich an dem Material von der Platane aus dem botanischen Garten nicht (s. Fig. 42); dagegen konnte ich es an dem einen der eben erwähnten, als *Myxosporium valsoideum* bezeichneten Exsikkate in Überresten deutlich nachweisen. Ich bin daher geneigt anzunehmen, daß dieses Gewebe kein so regelmäßiger Begleiter dieser Konidienlager ist, wie es nach v. Tavels Darstellung zu sein scheint. Die Frage, wie es sich hiermit verhält, würde eine entwicklungsgeschichtliche Sonderuntersuchung nötig machen, auf die ich mich einstweilen noch nicht eingelassen habe.

Es erhebt sich nun aber die Frage, ob die Bestimmung v. Tavels richtig war; war sie richtig, so hat man denselben Pilz zweimal, als zwei verschiedenen Gattungen und zwei verschiedenen Gruppen angehörig, beschrieben, denn die Gattungen *Gloeosporium* und *Myxosporium* werden in die Familie und Ordnung der Melanconiaceen, die Gattung *Discula* in die Familie der Excipulaceen, Ordnung Sphaeropsideen, gestellt.

Für die Melanconiaceen ist das Fehlen, für die Excipulaceen das Vorhandensein eines Fruchtgehäuses das entscheidende Merkmal (Allescher, Pilze VII, p. 393 u. 444). Es kommt also wesentlich darauf an, ob man das dünne pseudoparenchymatische Gewebe, welches das Konidienlager umgibt, und von dem die Konidienträger ausgehen, als Fruchtgehäuse auffassen will, wie es v. Tavel getan hat, oder nicht.

Bei der Betrachtung der ausgebildeten Konidienlager scheint es natürlicher, dieses Gewebe einfach als konidienbildende Schicht, als Hymenium anzusehen; denn wenn Konidienträger zu einem Lager dicht zusammengedrängt sind, so müssen die Hyphen, von denen sie ausgehen, zu einer zusammenhängenden Schicht verschmelzen, und eine derartige Schicht ist ja auch bei typischen Melanconiaceen, wie *Gloeosporium nervisequum* u. a., vorhanden. Vergegenwärtigt man sich aber, daß nach den Angaben v. Tavels über die Entwicklung der Konidienlager von *Discula Platani* diese

---

1) S. auch Journal of Myc. V, 1889, Taf. IX, Fig. 4 u. 5.

als Hohlraum in einem vorher vorhandenen Gewebe auftreten, so läßt sich auch wohl manches für die Auffassung als Gehäuse sagen. Auch v. Tavel (p. 831) meint, daß *Discula Platani* auf Grund ihrer Entwicklungsgeschichte als Pyknide, wenn auch von etwas ungewöhnlicher Beschaffenheit, zu bezeichnen sei.

Um zu einem besseren Urteil zu kommen, habe ich in Ermangelung von *Discula*-Arten eine *Discella*-Art, nämlich *D. carbonacea* (Fries) Berk. et Br., Nr. 844 in Rabenhorst, Fungi europaei, zur vergleichenden Untersuchung herangezogen. Hier ist allerdings ein unanfechtbares Gehäuse vorhanden. Dasselbe kennzeichnet sich schon durch seine schwarzbraune Farbe, und oben, wo es der Außenwand der Epidermiszellen anliegt, erlangt es auch eine ziemliche Mächtigkeit. Aber unter dem Konidienlager ist es nach unten und nach oben nur wenig deutlich abgegrenzt und nur in dickeren Schnitten durch die bräunliche Färbung kenntlich; an den Seiten fehlt es eigentlich ganz, d. h. hier ist die abgrenzende Schicht verflochtener Hyphen sehr dünn und fast farblos. Ferner besteht insofern eine auffällige Ähnlichkeit mit dem Platanenpilze, als auch die Konidien der *Discella carbonacea* an langen Sterigmen und nicht bloß am Boden des Lagers, sondern ebenso von der Decke des Gehäuses gebildet werden. Zu erwähnen ist noch, daß die Hyphen der *Discella* gleichfalls im Lumen der Rindenzellen enthalten sind.

Das Ergebnis dieser Untersuchung ist, daß eine unbestreitbare Ähnlichkeit zwischen dem Rindenpilze der Platane und dieser *Discella* besteht, durch die es sicher gerechtfertigt ist, den ersteren der Gattung *Discella* Berk. et Br., bezugsweise der Gattung *Discula* Sacc., die sich nur durch die einzelligen Konidien unterscheidet, anzureihen.

Bei der Vergleichung der übrigen Merkmale in den Diagnosen von *Discula Platani* fällt wieder dieselbe Unsicherheit und Unbestimmtheit in den Begriffen hinsichtlich der Fruchtgehäuse auf, auf die ich bereits oben unter *Phleospora Ulmi* aufmerksam gemacht habe. So schreibt zB. Allescher (Pilze VII, p. 409) wörtlich nach Saccardo (Sylloge III, p. 674) in der Gattungsdiagnose von *Discula*: „Fruchtgehäuse . . . oft unvollständig und gleichsam aus dem veränderten Substrat gebildet.“ Also auch hier ist von einem Fruchtgehäuse die Rede, das in Wirklichkeit kein Fruchtgehäuse ist. Es liegt mir fern, hieraus den verdienstvollen Bearbeitern dieser Pilze einen Vorwurf zu machen; aber es

kann nicht zweifelhaft sein, daß alle hierher gehörenden Pilzformen einer weit genaueren Untersuchung und Vergleichung bedürfen, als gegenwärtig vorliegt.

Im übrigen stimmen auch die in den speziellen Diagnosen der *Discula Platani* angegebenen Merkmale sehr gut mit dem vorliegenden Rindenpilze überein, und ich komme daher zu dem Schlusse, daß *Discula Platani* mit *Gloeosporium valsoideum* identisch ist. Um völlig sicher zu gehen, habe ich Herrn Ch. H. Peck, Staatsbotaniker am State Museum in Albany, New York, um eine Probe seiner *Discella Platani* gebeten, und die Vergleichung des mir freundlichst übersandten Materials, das Mai 1875 bei Bethlehem in New York gesammelt ist, bestätigt mein Urteil vollkommen. *Gloeosporium nervisequum* und *Platani*, *Myxosporium valsoideum* und *Discula Platani* sind also nur verschiedene Zustände der Konidienform der *Gnomonia Veneta.* Die Schwierigkeiten, dieser Konidienform einen angemessenen Platz im System der *Fungi imperfecti* anzuweisen, werden noch verstärkt durch die im folgenden Abschnitt mitzuteilenden Beobachtungen.

7. Eine Konidienform auf abgestorbenen Blättern.

Auf den abgefallenen Platanenblättern entwickelt sich im Spätherbst und Winter noch eine eigentümliche Form von Konidienlagern. Schon beim Präparieren der Perithecien für Reinkulturen und Infektionsversuche war mir aufgefallen, daß die schwarzen Gebilde, die aus der Epidermis der Blätter hervorragen, in sehr zahlreichen Fällen gar keine Perithecien sind, obgleich sie sich als Pilzbildungen zu erkennen geben, die von einer schwarzbraunen peridienartigen Wand umkleidet sind. Um was es sich handelt, wurde erst klar, als ich im Dezember die im Freien ausgelegten pilzbehafteten Blätter untersuchte. Jetzt fanden sich zahlreiche schwarze, etwas glänzende Körperchen aus der Epidermis, namentlich der Blattunterseite hervorragend. Einige davon erwiesen sich als junge Perithecien (s. oben). Andere aber waren eigentümliche Konidienlager (Fig. 45—48).

Dieselben entstehen unter der Epidermis, heben dieselbe aber bei ihrem Wachstum empor und bringen sie zum Zerreißen. Stellenweise dringen die Hyphen auch in die Außenmembran ein und trennen die Kutikula ab. Mitunter sitzen die Pilzkörper dem Blatte flach auf (Fig. 45), manchmal aber dringen sie auch ziemlich

tief in das Gewebe ein, die unter ihnen liegenden Zellen verdrängend und zusammendrückend (Fig. 46). Von den bisher besprochenen Konidienlagern unterscheiden sie sich durch das Vorhandensein eines unverkennbaren Gehäuses, das allerdings sehr unregelmäßig und ziemlich verschiedenartig ausgebildet ist. Das-

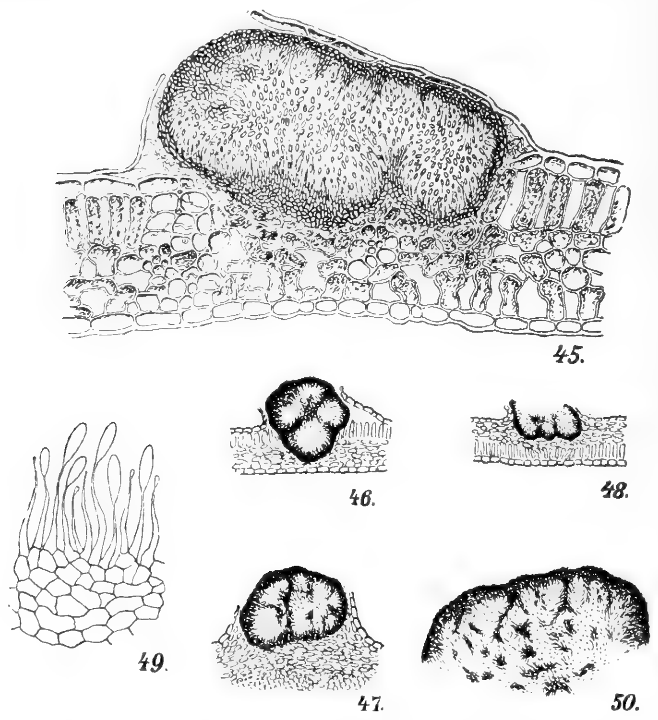


Fig. 45—50. *Sporonema Platani* (*Fusicoccum veronense*).

Fig. 45. Große, fast ungeteilte Konidienfrucht (*Sporonema*) auf einem faulenden Platanenblatt, Oberseite. $\frac{160}{1}$. — Fig. 46. Desgleichen, aber durch Scheidewände mehrteilig. Schema. $\frac{40}{1}$. — Fig. 47. Desgleichen, mehrteilig, von einem Blattstiel (*Fusicoccum*). $\frac{40}{1}$. Alle drei in Hamburg erzogenes Material. — Fig. 48. Unregelmäßig geöffnete Konidienfrucht auf der Blattunterseite, Originalmaterial von J. A. Bäumler (*Sporonema*). $\frac{40}{1}$. — Fig. 49. Teil der konidienbildenden Schicht, $\frac{600}{1}$, aus Originalmaterial von C. Massalongo (*Fusicoccum*). Vgl. Fig. 24 u. 43. — Fig. 50. Teil einer sehr großen, in einer Reinkultur aus Ascosporen auf Platanenagar erwachsenen Konidienfrucht. $\frac{25}{1}$.

selbe hat eine 13—20 μ dicke, braunschwarze, aus pseudoparenchymatisch verbundenen Hyphen gebildete Wand, welche die Konidienmasse ringsum umschließt, mitunter allerdings auf der Unterseite nach dem Blattgewebe zu etwas weniger deutlich entwickelt ist. Manchmal ist das Gehäuse rund oder rundlich-eckig, manchmal

etwas flachgedrückt und mit der flachen Seite dem Blatte aufsitzend. Der verschiedenen Gestalt entspricht eine ebenso verschiedene Größe, ich habe Breiten von 200 bis gegen 400 und Höhen von 170 bis 300 μ gemessen. Im Innern findet sich entweder ein einziger Hohlraum oder es bilden sich mehr oder weniger vollständige Scheidewände aus, indem schwärzliche Hyphen in den Hohlraum vordringen und zu Gewebeschichten zusammenschließen (Fig. 46 u. 47). Die auf diese Weise zustande kommenden Kammern können unter Umständen sogar übereinander liegen (Fig. 46). Von der Innenwand, und falls solche da sind, von den Scheidewänden entspringen kürzere und längere Konidienträger (13—26 μ), an denen einzellige, farblose, länglich ovale Konidien entstehen (Fig. 49), die vollkommen mit denen des *Gloeosporium nervisequum* übereinstimmen und auch dieselbe Größe haben (8—10 : 3—4,5 μ). Ein Öffnen der Gehäuse kommt zustande, indem die obere Wand in unregelmäßiger Weise zerreißt (Fig. 48).

Schon die Beschaffenheit der Konidien und Konidienträger (vgl. Fig. 24, 43 u. 49) und das Vorkommen dieser Konidienlager auf den vorher von *Gloeosporium nervisequum* ergriffenen, gleichzeitig Perithecien der *Gnomonia Veneta* ausbildenden Blattflecken machen es in einem gewissen Grade wahrscheinlich, daß auch die vorliegende Pilzbildung ein Entwicklungsglied der *Gnomonia Veneta* ist. Ein strenger Beweis kann natürlich nur durch geeignete Kulturversuche erbracht werden. Zu diesem Zwecke wurde ein Pilzkörper von einem überwinternden Blatte (am 9. Dezember) abgelöst, mehrfach mit sterilem Wasser gewaschen und dann in einem Tröpfchen sterilen Wassers zerdrückt. Nachdem mit dem Mikroskop das Vorhandensein reichlicher Konidien festgestellt war, wurden eine Anzahl Probierröhren und feuchte Kammern geimpft. Die meisten dieser Impfungen lieferten direkt Reinkulturen, und diese hatten Ende Dezember makroskopisch und mikroskopisch dieselbe Beschaffenheit, wie die aus Ascosporen der *Gnomonia Veneta*, aus Konidien des *Gloeosporium nervisequum* und aus Konidien des *Myxosporium valsoideum* bezugsweise der *Discula Platani* erhaltenen Reinkulturen. Somit ist die Zugehörigkeit dieser Konidienlager in den Entwicklungszyklus der *Gnomonia Veneta* zur Genüge erwiesen.

Noch ein weiterer Beweisgrund kommt hinzu. In den Reinkulturen, die aus den Sporen der *Gnomonia Veneta* und aus den Konidien des *Gloeosporium nervisequum* bezugsweise des *Myxo-*

sporium valsoideum erhalten worden waren, entstanden nach und nach, wie oben schon ausgeführt wurde, große braunschwarze Fruchtkörper, die außen mit brauner Peridie umgeben, innen meist vielfach gekammert waren und an langen Trägern Konidien bildeten (Fig. 50). Die direkte mikroskopische Vergleichung mit den hier beschriebenen, auf Blättern gefundenen Konidienlagern läßt keinen Zweifel aufkommen, daß es sich um dieselben Gebilde handelt. Nur sind die in den Reinkulturen erhaltenen größer und meist komplizierter gebaut; doch dies erklärt sich ohne Zweifel durch die reichlichere Ernährung bei dem Mangel jeder Konkurrenz.

Es ist nun noch die Frage zu erörtern, ob die vorliegende Konidienlagerform bereits von früheren Beobachtern gefunden und beschrieben worden, oder mit andern Worten, ob sie mit einem der bekannten Fungi imperfecti identisch ist.

In der Tat kommen zwei Pilze in diesem Sinne in Betracht. Der erste ist *Sporonema Platani* Bäumler, ein Pilz, der in die Familie der Excipulaceen gestellt wird. Die Diagnose (Allescher, Pilze VII, p. 415; Saccardo, Sylloge X, p. 435): — „Frucht gehäuse auf der Blattunterseite, erst unter der Oberhaut, dann hervorbrechend frei, geschlossen, dunkelbraun, 200—300 μ im Durchmesser, von dickparenchymatischem Gewebe, endlich spaltig aufreißend; Scheibe weiß, im feuchten Zustande gelatinös, konvex; Sporen zahlreich, länglich eiförmig oder spindelförmig, 7—11 μ lang, 3—4 μ dick, hyalin; Sporenträger 6—10 μ lang, 2 μ dick, einfach. Auf abgestorbenen Blättern von *Platanus occidentalis*" — paßt in den meisten Punkten gut auf den vorliegenden Pilz. Die Ähnlichkeit mit dem *Gloeosporium* ist dem Entdecker des Pilzes, Bäumler, schon aufgefallen, denn er schreibt (Österr. Bot. Zeitschr. XL, 1890, p. 18): „. . . feucht bilden die zahlreichen Sporen eine gelatinöse Scheibe, einem kleinen Discomyceten vergleichbar. In diesem Zustande dürfte wohl *Gloeosporium Platani* (Mont.) Oud. obigem Pilze etwas ähnlich sein, doch das erst geschlossene Perithecium, dessen Wände allerseits Sporen absondern und immer deutlich sind, zeigen sofort, daß er kein Pilz aus der Familie der *Melanconieae* ist; die Sporen sind — abgesehen von den Größenverhältnissen — der Form nach auch so wie bei *Gl. Platani* (Mont.) Oud., d. h. wie dieselben für diesen Pilz in Fungi italici Nr. 1059 von Saccardo gezeichnet werden."

Der zweite Pilz, auf den hinzuweisen wäre, ist *Fusicoccum veronense* C. Massal., ein Pilz, der zu den hyalinsporigen Sphaerio-

ideen gestellt wird. Die Gattungsdiagnose (Allescher, Pilze VI, p. 546; Saccardo, Sylloge III, p. 247): — „Stroma durch die Oberhaut hervorbrechend, konvex oder kegelförmig, fast lederartig, schwarz, im Innern mehr oder weniger deutlich mehrkammerig" — und die Speziesdiagnose (Allescher, Pilze VII, p. 865; Saccardo, Sylloge XVI, p. 900): — „Stromata schwarz, fast kugelig, hervorbrechend, 0,7—1 mm im Durchmesser, innen mehrkammerig; die Kammern zwei- bis dreischichtig, unregelmäßig eckig, mit von den 10—15 μ langen, 2—3 μ dicken, einfachen, an der Spitze verschmälerten Sporenträgern gebildeten Scheidewänden; Sporen eiförmig, 8—12 μ lang, 4—5 μ dick, beidendig abgerundet, hyalin. Auf faulenden Blattstielen von *Platanus orientalis*" — lassen sich ohne große Schwierigkeiten auf den vorliegenden Pilz, namentlich auf die gekammerten Formen desselben beziehen.

Infolge der Liebenswürdigkeit der Herren J. A. Bäumler in Preßburg und Prof. Dr. C. Massalongo in Ferrara war ich in der Lage, beide Pilze in Originalexemplaren vergleichen zu können, und ich komme danach zu dem Schlusse, daß dieselben sowohl miteinander wie mit dem mir vorliegenden Pilze identisch sind. In bezug auf den Ort, wo die Konidienlager entstehen, den Bau ihres Gehäuses, das Eindringen mehr oder weniger deutlicher Scheidewände in das Innere, die Beschaffenheit der Konidien und Konidienträger besteht vollkommene Übereinstimmung. In dem Material von *Fusicoccum veronense* waren in den Sklerenchymzellen unter den Lagern dieselben im Lumen verlaufenden, an den Tüpfeln die Wand durchbohrenden Hyphen vorhanden, wie sie oben von *Myxosporium valsoideum* beschrieben wurden. Daß bei meinem Material die Konidienträger länger sind als an dem von Bäumler, kann ich nicht als wesentlich ansehen, da es dabei jedenfalls sehr auf Alter und Entwicklungszustand der Lager ankommt. Die älteren Lager sind sehr vollgestopft mit Konidien und diese haben entsprechend kürzere Träger. Das Vorkommen von *Fusicoccum* auf den Blattstielen kann ebensowenig einen Unterschied begründen. Da im Exsikkat von Herrn Prof. Massalongo nur Stiele vorhanden waren, konnte ich nicht entscheiden, ob vielleicht auch auf den Spreiten Konidienlager vorhanden gewesen sind. Ich habe aber schließlich im Dezember unter der mit *Gloeosporium nervisequum* behafteten Platane eine Anzahl Blätter aufgelesen, und es gelang sehr bald, sowohl auf den Spreiten wie auf den Stielen (Fig. 47) Fruchtkörper zu finden, die ganz der *Sporonema* bezugsweise dem

Fusicoccum entsprechen. *Sporonema Platani* und *Fusicoccum veronense* sind also identisch und bilden eine weitere, auf abgestorbenen Blättern lebende Konidienfruchtform von *Gnomonia Veneta*.

Es möchte jemand die Frage aufwerfen, wie es möglich war, denselben Pilz zwei verschiedenen Gattungen und zwei verschiedenen Familien zuzuweisen. Die Erklärung liegt auch hier wieder in der schon mehrfach hervorgehobenen Unbestimmtheit der Diagnosen. In der Gattungsdiagnose von *Fusicoccum* Corda (Allescher, Pilze VI, p. 546) ist als Stroma bezeichnet, was unter *Sporonema* Desm. (Allescher VII, p. 411) Fruchtgehäuse heißt; im übrigen ist es kaum möglich, einen bestimmten Unterschied aus den Diagnosen zu entnehmen. Was die Familiendiagnosen betrifft, so wird der Unterschied, der darin besteht, daß bei den Sphaerioideen das Gehäuse ringsum ausgebildet, bei den Excipulaceen schüssel- oder topfförmig sein soll, dadurch teilweise wieder aufgehoben, daß es bei den Excipulaceen „anfangs zuweilen fast kugelig geschlossen" ist (Allescher VI, p. 7). Nun hat anscheinend der eine Autor mehr die geschlossenen, der andere mehr die geöffneten Zustände der Konidienfrüchte im Auge gehabt, und so wird es verständlich, daß sie bei ihren Bemühungen, den Pilz im System der *Fungi imperfecti* unterzubringen, zu verschiedenen Resultaten kamen.

Zum Schlusse mag hier noch bemerkt werden, daß mir nach der Diagnose auch eine gewisse Ähnlichkeit der vorliegenden Konidienfrüchte mit *Cytosporella Platani* Oud. (Contrib. Fl. Myc. Pays Bas XVI, p. 64; Allescher, Pilze VII, p. 866) zu bestehen schien. Die Vergleichung einer Probe der *Cytosporella*, die mir Herr Prof. Oudemans zur Verfügung stellte, lehrte aber, daß kein Grund vorliegt, nach näheren Beziehungen zu suchen. Der Pilz tritt ähnlich der *Discula* in der Rinde auf, das für *Cytospora* und *Cytosporella* charakteristische Gehäuse weicht im Bau von dem des *Sporonema* ab, die Konidien sind mehr rundlich oval und kürzer als die der Konidienfrüchte von *Gnomonia Veneta*.

8. Infektionsversuche.

Wenngleich die vollkommene Übereinstimmung der aus den Ascosporen der *Gnomonia Veneta* und der aus den Konidien des *Gloeosporium nervisequum* hervorgegangenen Reinkulturen schon für sich allein die Zusammengehörigkeit dieser Pilzformen in den Entwicklungsgang eines und desselben Pilzes mit völliger Evidenz

beweist, so ist doch die Bestätigung dieses Zusammenhanges durch Infektionsversuche zum mindesten wünschenswert. Aber die Infektion der Platanen macht auffällige Schwierigkeiten. Schon v. Tavel (Botan. Zeitung 1886, p. 829) berichtet, daß er sich vergebens bemüht habe, mittels der Konidien Infektionen herbeizuführen. Leclerc du Sablon und Beauverie scheinen keine Versuche angestellt zu haben; wenigstens schreiben sie nichts darüber. Ich habe hauptsächlich mit Ascosporen und mit den aus Ascosporen in Reinkultur erzogenen Konidien zu infizieren versucht und auch wiederholt guten Erfolg erhalten; dennoch muß ich diesen Erfolg im Verhältnis zu der Zahl der Versuche und der Menge der aufgewendeten Sporen einen spärlichen nennen und den Schluß ziehen, daß bei der Infektion der Platanen gewisse Bedingungen erfüllt sein müssen, die wir noch nicht kennen, und die man in den künstlichen Versuchen nicht immer trifft.

Wie bereits oben erwähnt wurde, gelingt es nicht leicht, die Perithecien zum Ausschleudern der Sporen zu veranlassen, und wenn sie es tun, so ist die Menge der geschleuderten Sporen schon deshalb eine geringe, weil die Perithecien nie besonders zahlreich sind. Es bietet deshalb wenig Aussicht, die Infektion auf dem natürlichsten Wege, nämlich durch Auffallenlassen geschleuderter Sporen, zu versuchen, und ich habe von Versuchen dieser Art bisher namentlich auch deshalb abgesehen, weil es schwer zu kontrollieren ist, ob die Stellen, die man impfen will, auch wirklich mit Sporen bestreut worden sind. Ich sah mich vielmehr genötigt, die Sporen durch Zerdrücken freipräparierter Perithecien zu gewinnen. Auch dieses Verfahren ist mühsam, man muß zahlreiche Perithecien präparieren, um eine Impfung ausführen zu können, und es ist mikroskopische Kontrolle nötig, damit man sicher ist, die richtigen Sporen ausgesät zu haben. Die in Wasser verteilten Sporen wurden mit Hilfe eines Pinsels oder eines Kapillarrohrs auf die Blätter aufgetragen, und zwar, da die Infektion immer an den Blattrippen beginnt, auf diese und deren nächste Umgebung, auf beiden Blattseiten. Es war dabei oft nötig, die betreffenden Teile mit dem nassen Pinsel so lange zu bestreichen, bis das Wasser leicht haften blieb, bezugsweise bis die Haare der Blattunterseite soweit benetzt waren, daß das von ihnen aufgenommene Wasser mit der Blattfläche in Berührung kam. Die jüngsten noch teilweise zusammengefalteten Blätter wurden ganz bestrichen.

Im Jahre 1902 hatte ich zunächst noch dadurch mit Schwierigkeiten zu kämpfen, daß ich nicht über genügend gut wachsende Platanen verfügte. Erfolg trat ein bei einem Versuche, in welchem eine aus Ascosporen gezogene Reinkultur zur Impfung verwandt wurde. Diese Kultur hatte sich vom 24. Juni bis 8. Juli in einer Petrischale entwickelt und die oben beschriebene charakteristische Beschaffenheit angenommen. Nun wurde Wasser auf die Agarschicht gebracht und die Oberfläche längere Zeit mit einem weichen Pinsel bearbeitet, so daß die Konidien und wohl auch kleine Agarteilchen mit Mycel sich loslösen konnten. Mit der so erhaltenen Flüssigkeit wurden die Blätter einer Topfplatane bestrichen, beiderseits und namentlich an den Rippen. Von vier auf diese Weise geimpften Blättern zeigte am 11. August das eine eine große Infektionsstelle mit zahlreichen Fruchtkörpern auf der Haupt- und einer Nebenrippe; zwei andere Blätter hatten braune Flecken, die wie Infektionsstellen aussahen, aber nur auf einem derselben fanden sich undeutliche Fruchtkörper; das vierte Blatt war überhaupt nicht angegriffen. In dem vorliegenden Falle hatten höchst wahrscheinlich die Konidien die Infektion bewirkt; daß die abgelösten Mycelteile beteiligt waren, ist wohl weniger wahrscheinlich. Auf alle Fälle aber handelte es sich um Pilzteile, die nachweisbar aus Ascosporen hervorgegangen waren, so daß dieser Versuch den Zusammenhang des *Gloeosporium nervisequum* mit der Ascosporenform bestätigt.

Ein in ähnlicher Weise geimpftes und infiziertes Blatt einer andern Platane wurde im Herbst abgenommen und in einer geschlossenen Glasbüchse, gegen Austrocknen geschützt, im Zimmer aufbewahrt. Am 16. Januar waren Perithecien vorhanden, und die mikroskopische Untersuchung ergab, daß Asci mit wohlausgebildeten Sporen darin enthalten waren. Diese Beobachtung lehrt ebenso wie die oben besprochene Gewinnung von Perithecien in Reinkulturen auf sterilen Blättern, daß die Einwirkung der winterlichen Witterung für die Ausbildung der Ascosporen dieses Pilzes kein Erfordernis ist.

Im Jahre 1903 hatte ich auch Erfolg bei der direkten Aussaat von Ascosporen. An zwei Platanen (*A* und *B*) wurden die Blätter wiederholt mit in Wasser verteilten Ascosporen bepinselt, zunächst sämtliche vorhandenen Blätter, und dann wesentlich die sich neu entwickelnden, am 15. Juni, am 1. und 11. Juli. Nach jeder Aussaat standen die Pflanzen 5—6 Tage unter einer

Glasglocke, dann ohne Glocke im Gewächshause. Am 2. August trat auf einem Blatte der einen Platane (*A*) an der Hauptrippe ein brauner Flecken auf, der sich am 19. August als eine Infektionsstelle mit Konidienlagern erwies. Die andere Platane (*B*) war pilzfrei geblieben. Nachdem das infizierte Blatt entfernt war, wurden am 24. August abermals Ascosporen auf die Blätter und die sich entwickelnde Knospe eines Triebes der Platane *A* und zweier Triebe von *B* gebracht. Am 23. September waren auf der Platane *B* drei infizierte Blätter mit Konidienlagern vorhanden, es waren das erste und das dritte Blatt von der Spitze gezählt an dem Haupttriebe und das zweite Blatt an dem Seitentriebe infiziert; diesmal war die Platane *A* pilzfrei geblieben. Diese Versuche lehren, daß die Ascosporen die Blätter auch direkt zu infizieren vermögen. Man sieht aber zugleich, daß die Infektion noch von irgend welchen nicht näher bekannten Umständen abhängt und daher einstweilen nicht mit Sicherheit herbeigeführt werden kann.

Von den pilzfrei gebliebenen Blättern beider Platanen wurden am 30. Oktober mehrere abgeschnitten und in eine geschlossene Glasbüchse gelegt. Auf den absterbenden Blättern entstanden braune Flecken, und auf diesen zeigten sich nach einiger Zeit, über die Blattfläche verteilt, Konidienlager, ganz ähnlich wie bei den Reinkulturen auf sterilisierten Platanenblättern, oder wie bei dem als *Gloeosporium Platani* bezeichneten Pilze. Diese Pilzentwicklung braucht aber nicht die Folge einer voraufgegangenen Infektion gewesen zu sein; ich halte es für wahrscheinlicher, daß die von den Aussaaten her noch vorhandenen Sporen sich auf den absterbenden Blättern saprophytisch entwickelt haben.

Im Jahre 1904 wurden die Versuche in verschiedener Weise abgeändert, um womöglich näheres über die Infektionsbedingungen zu erfahren, doch war der Erfolg nicht günstiger. Nur in einem Falle erhielt ich eine Infektion. Das betreffende Blatt, das sich am 6. Juli infiziert zeigte, war am 9. Juni in ganz jugendlichem Zustande, als es nicht mehr als etwa 10—15 mm groß und noch dicht mit dem jugendlichen Haarfilz bekleidet war, auf beiden Seiten mit Ascosporen bepinselt worden. An andern Blättern, die in dem gleichen Alterszustande geimpft wurden, erhielt ich aber keinen Erfolg, so daß man also nicht behaupten kann, daß das geeignete Entwicklungsstadium hiermit gefunden sei.

Auf die ziemlich zahlreichen sonstigen Versuche will ich nicht eingehen, weil sie kein klares Resultat liefern.

Sucht man aus der Gesamtheit der vorstehenden Versuche Schlüsse zu ziehen, so kann es zunächst keinem Zweifel unterliegen, daß die Zusammengehörigkeit des Ascosporenpilzes *Gnomonia Veneta* mit dem *Gloeosporium* zur Genüge bewiesen ist, und ebenso, daß die Ascosporen direkt die Infektion auszuführen vermögen.

Im übrigen aber erscheint die parasitische Natur des vorliegenden Pilzes in einem sehr eigentümlichen Lichte. Es muß auffallen, daß derselbe sich sehr leicht in künstlicher Kultur ziehen, also saprophytisch ernähren läßt. Auch in der Natur findet seine Hauptentwicklung in saprophytischer Weise statt. Die *Gloeosporium*- und die *Myxosporium*- bezugsweise *Discula*-Konidienlager bilden sich erst, nachdem das Mycel die ergriffenen Gewebe abgetötet hat, die *Fusicoccum*- oder *Sporonema*-Konidienlager sowie die Perithecien entstehen auf den am Erdboden faulenden Blättern. Es wurde oben auch ein Versuch erwähnt, bei welchem die Sporen auf Blättern, die sie nicht infiziert hatten, nach deren Absterben zur Entwicklung kamen. Man könnte daher geneigt sein anzunehmen, daß der Pilz etwa ein Wundparasit sei, dem es erst nach voraufgegangener Verletzung oder sonstiger Schädigung der Wirtspflanze möglich werde, dieselbe anzugreifen. Es scheint aber doch ein wirkliches Infektionsvermögen vorhanden zu sein, denn es gelingt wenigstens nicht, an den Infektionsstellen auf Blättern Verletzungen zu finden, und es ist auch unwahrscheinlich, daß die zahlreichen Pilzflecken, die man im Freien auf den Blättern antrifft, alle die Folgen zufälliger Verletzungen wären. Aber unstreitig ist das Infektionsvermögen ein verhältnismäßig geringes, oder, mit andern Worten, die Widerstandsfähigkeit der Platanen gegen die Infektion eine recht hohe. Dies stimmt auch zu dem Auftreten der Krankheit auf der anfangs erwähnten Platane im Botanischen Garten zu Hamburg, an der nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Blätter befallen ist. Handelte es sich um einen Pilz von ähnlichem Infektionsvermögen, wie es zB. die meisten Rostpilze haben, so müßte jedes Blatt befallen werden und infolge der aus der Blattkrankheit vielfach hervorgehenden Zweigkrankheit der Baum in kürzester Frist zugrunde gehen, denn in den verschiedenen Arten von Fruchtkörpern werden gewaltige Mengen von Keimen erzeugt.

Die Schädlichkeit des Platanenpilzes ist von den früheren Beobachtern in lebhaften Farben geschildert worden. Einen so hohen Grad von Schädlichkeit kann ich, wie aus dem Voraufgehenden hervorgeht, bei uns nicht konstatieren. Zwar richtet der

Pilz die ergriffenen Teile der lebenden Pflanze alsbald zugrunde; er bringt auch alljährlich eine Anzahl der dünnen Zweige zum Absterben. Aber das Umsichgreifen bleibt doch ein begrenztes, und es wird, wie bereits oben ausgeführt wurde, an zahlreichen Zweigen das Weiterwachsen des Mycels gehemmt und die Ausheilung des Schadens eingeleitet. Es liegt mir natürlich fern, die Angaben der früheren Beobachter anzweifeln zu wollen; es ist sehr wohl möglich, daß die Krankheit unter anderen klimatischen Verhältnissen heftiger auftritt, und daß andere Platanenarten, zB. *Platanus occidentalis*, mehr unter den Angriffen des Pilzes leiden.

Als Maßregeln zur Bekämpfung der Platanenkrankheit ergeben die vorliegenden Beobachtungen das Ausschneiden sämtlicher erkrankten Zweige und die Beseitigung des abfallenden Laubes. Die abgeschnittenen Zweige und das Laub sind zu verbrennen, weil sie sonst einen Herd für neue Infektionen abgeben können.

Die Synonymik des Platanenpilzes stellt sich nach den vorliegenden Untersuchungen folgendermaßen:

Gnomonia Veneta (Sacc. et Speg.) Kleb.

Laestadia Veneta Saccardo et Spegazzini, Mycoth. Ven. No. 1266; Saccardo, Mich. I, p. 351; Fungi ital. t. 355; Sylloge I, p. 422.

Apiospora Veneta Sacc. in litt., in Klebahn, Zeitschr. f. Pflanzenkr. XII, 1902, p. 257.

Gloeosporium nervisequum (Fuck.) Saccardo, Mich. II, p. 381; Fungi ital., t. 1051; Sylloge III, p. 711; Allescher, Pilze VII, p. 490.

Fusarium nervisequum Fuckel, Symb. myc., p. 369, tab. I, Fig. 37.

Hymenula Platani Léveillé in Desm., Exs. No. 1349.

Gloeosporium Platani (Mont.) Oudemans, Mat. Myc. Néerl. II, p. 29; Saccardo, Mich. I, p. 218; Fung. ital., t. 1059; Sylloge III, p. 711.

Fusarium Platani Montagne, Ann. d. sc. nat. 3 sér. XI, p. 55; Syll. Crypt. No. 1000.

Gloeosporium valsoideum Saccardo, Mich. II, p. 381; Fung. ital., t. 1048; Sylloge III, p. 716.

Myxosporium valsoideum (Sacc.), Allescher, Pilze VII, p. 524.

Hymenula ramulorum Passerini, Ancore sulla Nebbia di Gelsi 1884, p. 3.

Discula Platani (Peck) Saccardo, Sylloge III, p. 674; Allescher, Pilze VII, p. 409.

Discella Platani Peck, 29. Report on the State Mus. of Nat. Hist. Albany Newyork 1878, p. 49.
Discella Platani Oudemans, Aanw. v. de flora mycol. v. Nederl. 1876—77, p. 9 (Nederl. Kruidk. Archief).
Sporonema Platani Bäumler, Mycol. Not. III in Österr. Botan. Zeitschr. 1890, p. 17; Saccardo, Syll. X, p. 435; Allescher, Pilze VII, p. 415.
Fusicoccum veronense C. Massalongo, Nov. mic. Ver., p. 255 in Boll. Soc. bot. ital. 1900; Saccardo, Sylloge XVI, p. 900; Allescher, Pilze VII, p. 865.

9. Zur Systematik der *Fungi imperfecti.*

Die vorliegenden Untersuchungen über *Gnomonia Veneta* und deren Konidienfrüchte nötigen zu einigen Betrachtungen über die Systematik der *Fungi imperfecti.* Es ist gezeigt worden, daß die Konidien dieses Pilzes auf vier verschiedene Weisen entstehen können, nämlich erstens ganz frei an Hyphen, so allerdings nur in Reinkulturen, zweitens zu Lagern ohne Gehäuse vereinigt, so auf den Blättern als *Gloeosporium nervisequum* und *Gl. Platani,* drittens in Lagern mit wenig ausgeprägtem Gehäuse, so als *Myxosporium valsoideum* oder *Discula Platani* in der Rinde der Zweige, und viertens in einem unverkennbaren schwarzen, mitunter mehrkammerigen Gehäuse, so als *Sporonema Platani* oder *Fusicoccum veronense* auf toten Blättern. Nach den erwähnten Merkmalen werden die Hauptgruppen der *Fungi imperfecti* unterschieden, die Hyphomyceten, die Melanconiaceen und die Sphaeropsideen. Selbst wenn von dem Hyphomycetenstadium der an freien Hyphen gebildeten Konidien abgesehen werden müßte, weil dieses als ein Kunstprodukt der Reinkultur betrachtet werden könnte, so bleibt doch die Tatsache bestehen, daß Konidienfruchtformen, die bisher als selbständige Pilze beschrieben worden sind, und die man teils bei den Melanconiaceen *(Gloeosporium, Myxosporium),* teils bei den Sphaeropsideen, und zwar hier wieder in den beiden Familien der Sphaerioideen *(Fusicoccum)* und der Excipulaceen *(Discula, Sporonema)* untergebracht hat, in den Entwicklungsgang eines und desselben Pilzes gehören. Die entscheidenden Merkmale der Hauptgruppen unter den *Fungi imperfecti* genügen also im vorliegenden Falle nicht einmal, um einen Artunterschied zu begründen. Der Wert der bisherigen Einteilung kann daher mit Recht in Frage gezogen werden.

Schon **Brefeld** (Untersuch. a. d. Gesamtgeb. d. Myk. X, 1891) hat durch Reinkulturen festgestellt, daß in manchen Fällen im Entwicklungsgange desselben Pilzes Konidien an freien Trägern und Konidien in geschlossenen Gehäusen (Pykniden) neben- oder nacheinander auftreten können, so bei *Sphaerella Populi*, *Eutypa*-Arten, *Diatrype Stigma*, *Clithris quercina* (p. 216, 238, 243, 276). Der vorliegende Fall des Platanenpilzes zeigt noch mehr; der Nachweis der Zusammengehörigkeit bezieht sich hier auf ganz bestimmte, im Freien beobachtete Konidienzustände, deren Namen sich angeben lassen, und die ihren bestimmten Platz im System einnehmen. Dadurch tritt also die Unzulänglichkeit der bisherigen Klassifikation auch für den rein beschreibenden Systematiker in sehr drastischer Weise hervor.

Es würde nun allerdings übereilt sein, auf Grund dieser Verhältnisse die gegenwärtige Einteilung der *Fungi imperfecti* und die unterscheidenden Merkmale ohne weiteres als wertlos für die natürliche Gruppierung dieser Pilze ansprechen zu wollen. In vielen Fällen wird das bestehende System der natürlichen Verwandtschaft gemäß sein; in andern Fällen aber, wie in dem vorliegenden, zieht es Grenzen, wo keine zu ziehen sind. Daher muß die jetzige Systematik einschneidende Veränderungen erfahren, wenn sie der natürlichen Verwandtschaft dieser Pilze angepaßt werden soll. Etwas besseres an die Stelle der gegenwärtigen Einteilung zu setzen, ist freilich augenblicklich noch nicht möglich. Aber einige Gesichtspunkte für die weitere Arbeit lassen sich gewinnen.

Durch möglichst zahlreiche Untersuchungen im Sinne der vorliegenden würde man dem Ziele, sämtliche *Fungi imperfecti* bei den zugehörigen Ascomyceten einzuordnen, allmählich näher kommen. Aber die Zahl der *Fungi imperfecti* ist eine zu große, als daß dieser Fortschritt ein schneller sein kann, und es wird stets eine große Zahl sozusagen herrenloser Formen übrig bleiben, die eine Klassifizierung nötig machen, damit eine Übersicht über dieselben möglich ist.

Es muß daher die Forderung gestellt werden, die *Fungi imperfecti* auch an sich genauer zu untersuchen, als dies bei der Beschreibung neuer Arten in der Regel geschieht oder geschehen ist. Eine eingehende vergleichende und womöglich durch Infektionsversuche oder Reinkulturen unterstützte Bearbeitung einer kleinen Gruppe fördert die Erkenntnis des Ganzen weit mehr als die Entdeckung zahlloser neuer Arten, deren Unterscheidung von den früher

beschriebenen Formen späteren Forschern manchmal kaum möglich ist; wie wenig scharf die Begriffe in den Diagnosen in vielen Fällen sind, wurde oben bereits hervorgehoben.

Wenn derartige Untersuchuugen sich auf die in ihrer Zugehörigkeit zu Ascosporenpilzen bereits erkannten Konidienformen und die diesen nächst verwandten *Fungi imperfecti* erstrecken, wird man hoffen können, auch für die Unterbringung der letzteren Anhaltspunkte zu gewinnen; denn es ist wahrscheinlich, oder es wird wenigstens in vielen Fällen zutreffen, daß zu ähnlichen Konidienfruchtformen auch ähnliche Ascosporenfrüchte gehören.

Ferner wird man sich künftig nicht abschrecken lassen dürfen, zwischen den Formen der *Fungi imperfecti* auch dann nach inneren Zusammenhängen zu suchen, wenn dieselben durch ihre Plätze im gegenwärtigen System anscheinend grundverschieden sind; denn es ist wohl anzunehmen, daß die Vielgestaltigkeit des Platanenpilzes nicht allein dasteht. Wenn sich auf demselben Nährboden Pilze finden, die in der Beschaffenheit und in der Art der Bildung ihrer Konidien übereinstimmen, so wird man die Frage nach ihrer Zusammengehörigkeit stellen müssen, auch wenn das Vorhandensein oder Fehlen von Gehäusen oder der Bau der letzteren sie ganz verschiedenen Gruppen des jetzigen Systems zuweist. Für den Beweis des Zusammenhangs genügt allerdings die Übereinstimmung der Konidien nicht; hierzu bedarf es der Reinkultur oder des Infektionsversuchs. Ob bei dieser Frage auch mit der Möglichkeit eines Substratwechsels zu rechnen ist, mag einstweilen unerörtert bleiben.

Zum Schlusse sei noch darauf hingewiesen, daß durch die Einreihung der Konidienformen unter die Ascomyceten unter Umständen auch die Systematik der letzteren gewisse, wenn auch weniger einschneidende Veränderungen erfahren könnte.

Studien über die Chemotaxis der Isoetes-Spermatozoiden.

Von

K. Shibata.

I. Einleitung.

Die tropistischen Bewegungen durch chemische Reize gehören zu den wichtigsten Lebensfunktionen der lokomotorischen Organismen. Den Weg zur Erkenntnis dieser Erscheinung hat die Entdeckung Engelmanns[1]) angebahnt, nach welcher der Sauerstoff einen räumlich orientierenden Reiz auf gewisse Bakterien und Infusorien ausübt. Aber die Mannigfaltigkeit und die Gesetzmäßigkeit der chemotaktischen Reizbewegungen bei verschiedenen Organismen wurden erst durch die bekannten Untersuchungen von Pfeffer[2]), welche zugleich die methodische Grundlage zur weiteren Forschung in dieser Richtung verschafften, zutage gefördert. Im Anschluß daran entwickelte sich während der letzten zwei Dezennien eine ziemlich umfangreiche Literatur über die Chemotaxis der freibeweglichen Lebewesen. Es sei hier nur auf einige wichtigere Arbeiten kurz hingewiesen.

Nach Stahl[3]) werden die Plasmodien von Myxomyceten durch das Lohdekokt zu einer chemotaktischen Bewegung veranlaßt, während die Myxamöben, wie Stange[4]) nachwies, von einigen organischen Säuren angelockt werden. Bei den meisten Bakterien wurden Pepton und Kaliumsalze als die wirksamen Reizmittel erkannt[5]). Auf dieselben Stoffe reagieren auch verschiedene farb-

1) W. Engelmann, Botan. Zeitung 1881, p. 440; Pflügers Archiv f. Physiologie, Bd. 25 (1881), p. 285; Bd. 26, p. 541.

2) W. Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1 (1884), p. 363; Bd. 2 (1888), p. 582.

3) E. Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung 1884, p. 163.

4) B. Stange, Über chemotaktische Reizbewegungen. Botan. Zeitung 1890, p. 155.

5) W. Pfeffer, a. a. O., Bd. 2, p. 607.

lose Flagellaten, während bei den Zoosporen von *Saprolegnia* den Phosphaten ein ungemein hoher Reizwert zukommt[1]). Interessant ist die Beobachtung von Miyoshi[2]), daß H_2S auf die roten Schwefelbakterien einen positiv chemotaktischen Reiz ausübt. Nachdem schon Pfeffer die abstoßende Wirkung konzentrierter Lösungen bemerkt hat, suchte Massart[3]) bei einigen Bakterien den Nachweis zu erbringen, daß die Repulsion hierbei auf der Tonotaxis oder Osmotaxis, d. h. der Reizbarkeit durch die osmotische Leistung der Lösung, beruht. Jennings[4]) studierte die Chemotaxis von *Paramaecium* und mehreren anderen Infusorien und stellte die interessante Tatsache fest, daß eine Ansammlung dieser Organismen in einem konzentrierteren Medium in der Tat dadurch zustande kommt, daß der Übergang aus der dichteren in die verdünntere Lösung stets ein Zurückprallen veranlaßt. Diese Reaktionsweise wurde neuerdings von Pfeffer[5]) als die „phobotaktische“ bezeichnet und den „topotaktischen“, d. h. typisch tropistischen Reizreaktionen, welche die Organismen durch eine bestimmte Orientierung der Körperachse zur Reizrichtung ausführen, gegenübergestellt. Die chemotaktische Reaktion bei den meisten Bakterien scheint nach Rothert[6]) auch phobotaktischer Natur zu sein.

Die von Pfeffer entdeckte Chemotaxis der Farnsamenfäden gegen die Äpfelsäure[7]) galt schon lange als das klassische Beispiel der topotaktischen Reizbewegung. Weiterhin wurde von Pfeffer festgestellt, daß die Äpfelsäure auch auf die Samenfäden von *Selaginella*[8]), und der Rohrzucker auf die Laubmoosspermatozoiden[9])

---

1) B. Stange, a. a. O.. p. 125.

2) M. Miyoshi, Studien über die Schwefelrasenbildung und die Schwefelbakterien usw. Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, Vol. X (1897), p. 160.

3) J. Massart, Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines. Archives de Biologie, t. 9 (1889), p. 515.

4) H. S. Jennings, The mechanism of the motorreactions of *Paramaecium*. Amer. Journ. Physiol., Bd. 2 (1899), p. 311; On the movements and motorreflexes of the flagellata and ciliata. Daselbst Bd. 3 (1900), p. 229 usw.

5) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2 (1904), p, 755.

6) W. Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88 (1901), p. 388; H. S. Jennings and J. H. Crosby, Amer. Journ. Physiol., Bd. 6, p. 31.

7) W. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 367; daselbst Bd. 2, p. 654.

8) a. a. O., p. 422.

9) a. a. O., p. 430.

eine spezifisch anlockende Wirkung ausübt. Voegler[1]) ergänzte die Beobachtungen von Pfeffer in einigen Punkten. Die einzige neuere Arbeit auf diesem Gebiete rührt von Buller[2]) her. Nach diesem Forscher üben verschiedene Stoffe, wie zB. Kaliumsalze, Phosphate und einige organische Säuren, in relativ hohen Konzentrationen eine anlockende Wirkung auf die Farnsamenfäden aus.

Dagegen konnte man für die Samenfäden aller sonstigen Pflanzen bisher nicht einmal die chemische Natur der wirksamen Reizmittel präzisieren, obschon zB. die Spermatozoiden von Lebermoosen und *Marsilia* augenscheinlich von den schleimigen Sekretstoffen der Archegonien angelockt werden[3]). Ich möchte aus eigener Erfahrung hinzufügen, daß die Samenfäden von *Equisetum* sich ganz indifferent gegen die Äpfelsäure verhalten. Eine weitere Erforschung der Chemotaxis der Spermatozoiden ist, des hohen theoretischen Interesses halber, längst wünschenswert gewesen[4]). Mit der vorliegenden Arbeit beabsichtige ich diese Lücke einigermaßen auszufüllen.

II. Vorbemerkungen über das Versuchsmaterial und die Methoden.

Während meiner morphologisch-cytologischen Studien über die einheimische *Isoetes*-Art, *I. japonica* A. Br., hatte ich vielfach Gelegenheit, die Kultur- und Lebensbedingungen ihrer Sporen und Prothallien kennen zu lernen. Die Sporangien dieses submersen Gewächses reifen im Laufe des Herbstes. Man kann leicht die an den Blattbasen sitzenden Mikrosporangien herausfinden, die sich schon in ihrem Aussehen von den Makrosporangien deutlich unterscheiden lassen. Die Mikrosporen wurden mit Leitungswasser in Petri-Schalen ausgesät, die im Zimmer unter einer Glasglocke standen. Das Kulturwasser wurde oftmals durch vorsichtiges Abgießen gewechselt. Die reifen Mikrosporen machten unter diesen Umständen

1) C. Voegler, Beiträge zur Kenntnis der Reizerscheinungen. Botan. Zeitung 1891, p. 641.

2) R. Buller, Contributions to our knowledge of the physiology of the spermatozoa of ferns. Annals of Botany, Vol. XIV (1900), p. 543.

3) E. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. VII (1869—70), p. 418; H. Leitgeb, Flora, Bd. 43 (1885), p. 330; J. Hanstein, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. IV (1865—66), p. 219.

4) Die chemotaktische Reizbarkeit der tierischen Samenfäden wurde vielfach angedeutet, aber es fehlt dafür noch eine methodische Untersuchung.

eine ziemlich lange Ruheperiode durch, so daß an dem von Ende November bis Dezember ausgesäten Material kein Zeichen von Keimung bis Mitte Januar zu erkennen war. Die Mikrosporen sind oval (30 μ × 20 μ) und an einer Seite etwas abgeplattet. Die ruhenden Mikrosporen sind mit einem dichten, feinkörnigen Inhalt erfüllt, welcher einen rundlichen, durchscheinenden Zellkern einschließt. Die eintretende Keimung der Sporen macht sich durch das Auftreten von gröberen, stark lichtbrechenden Körner in ihrem Innern kenntlich, und die Aufeinanderfolge der Zellteilungen stimmt mit der Angabe von Belajeff[1]) überein. Ein Teil der Mikrosporen erzeugte bereits Ende Januar fertige Spermatozoiden, welche bekanntlich zu je vier in einem Antheridium entstehen. Die Dauerhaftigkeit der Mikroprothallien in der Kultur ist überraschend groß. Sie erhielten sich in den Petri-Schalen sehr lange in ausgezeichnet gutem Zustande, so daß mir während sechs voller Monate das Spermatozoiden-Material jederzeit reichlich zur Verfügung stand[2]). Die tunlichst häufige Erneuerung des Kulturwassers genügte, den störenden Einfluß des Wachstums fremder Organismen völlig zu beseitigen.

Die Samenfäden von *Isoetes japonica* besitzen einen etwa 20 μ langen, fadenförmigen Körper, welcher zwei lose Windungen nach der Art eines *Spirillum* beschreibt und an dem vorderen Ende mehrere lange Cilien trägt. Die Vorwärtsbewegung der Spermatozoiden ist stets mit einer Rotation um die Hauptachse des Körpers verbunden. Die Schwärmperiode der Samenfäden ist verhältnismäßig kurz; die von den Mikroprothallien entlassenen Samenfäden schießen im Leitungswasser nur etwa 5 Min. lang lebhaft umher, und bei den mit Deckgläsern bedeckten Präparaten stellen die Spermatozoiden ihre freie Ortsbewegung schon nach 10—15 Min. völlig ein. Dabei nähern sich die Windungen des Samenfadenkörpers, und dieser erhält folglich eine kreisförmige Gestalt. Die

1) W. Belajeff, Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopodiaceen. Botan. Zeitung 1885, p. 790.

2) Indes steht unsere *Isoetes*-Art durch die lange Keimungsperiode und Lebensdauer der Mikroprothallien keineswegs einzig da. W. Hofmeister (Die Entwicklungsgeschichte der *Isoetes lacustris*, 1852, p. 130) schrieb: „Ende August ausgesäte Mikrosporen entließen die ersten Samenfäden Mitte September; die Erzeugung von Spermatozoiden dauerte bis in den Januar.“ A. Millardet (Le prothallium male des cryptogames vasculaires, 1869, p. 22) gab an, daß die am 7. Mai ausgesäten Mikrosporen von *Isoetes lacustris* schon am 30. Mai die ersten Antherozoiden erzeugten, und daß nach 5 Wochen die meisten Mikroprothallien fertige Samenfäden enthielten.

träge Schwingung der Cilien erlischt bei solchen Samenfäden erst nach weiteren 10—20 Min. gänzlich[1]). Die Spermatozoiden von *Isoetes* besitzen also eine wesentlich kürzere Lebensdauer als die der Farne[2]).

Bei meiner Untersuchung über die Chemotaxis der Samenfäden kam die bekannte Pfeffersche Kapillarmethode zur Anwendung. Die benutzten Glaskapillaren waren 10—15 mm lang, und ihr Kaliber variierte zwischen 50 μ und 100 μ. Die an einem Ende zugeschmolzenen Kapillaren wurden wie gewöhnlich durch Evakuation der Luft mit Lösungen beschickt.

Die Experimente werden in folgender Weise ausgeführt: Man nimmt mit einer Glaspipette eine kleine Menge von den Mikrosporen, welche gekeimt haben, auf einen gereinigten Objektträger und entfernt mit Fließpapierstückchen das anhaftende Kulturwasser. Darauf setzt man einen Tropfen reinen Wassers hinzu, welches nochmals abgesaugt wird. Die so ausgewaschene Masse von Mikroprothallien wird mit einem neuen Tropfen Wasser versetzt und mit einem Deckglas bedeckt. Durch den von letzterem ausgeübten Druck werden die Spermatozoiden aus den Mikroprothallien herausbefördert, und sie schwimmen im umgebenden Wasser in Scharen umher. Als Außenmedium wurden je nach den Umständen destilliertes Wasser, Regen- oder Leitungswasser benutzt. Die mit den Lösungen beschickten Kapillaren wurden dann nach schnellem Abschwenken in Wasser zu den schwärmenden Samenfäden geschoben; oder man legt zunächst die Kapillare im Wassertropfen neben die Mikroprothallienmasse und bedeckt sie dann schleunigst mit dem Deckglas. Die mikroskopische Beobachtung der Versuchspräparate wurde durch die Anwendung einer Welsbachschen Lampe als künstliche Lichtquelle wesentlich erleichtert.

Die molaren, d. h. ein Gramm-Molekül im Liter enthaltenden Lösungen[3]) wurden mit den chemisch reinen Substanzen hergestellt und unmittelbar vor Gebrauch in erforderlichem Maße verdünnt.

1) Nach A. Millardet (a. a. O., p. 24) dauert die Bewegung der Samenfäden von *Isoetes lacustris* nur 5 Minuten lang an, während die Schwärmperiode bei *Isoetes Malinverniana* 3—5 Min. beträgt (Belajeff, a. a. O., p. 790).

2) Buller (l. c., p. 576) fand, daß die Samenfäden von *Gymnogramme Martensii,* allerdings in offenen Hängetropfen, sogar zwei bis drei Stunden lang ihre Beweglichkeit behalten. Vergl. Pfeffer, a. a. O., p. 372, und Voegler, a. a. O., p. 643.

3) Solche Lösungen sind überall mit „Mol" bezeichnet.

Näheres über die Anstellung der Versuche und die Beurteilung der erhaltenen Resultate wird weiter unten an geeigneten Stellen angegeben.

III. Die positive Chemotaxis.

Auf die Spermatozoiden von *Isoetes* übt die Äpfelsäure eine hervorragende Reizwirkung aus. Wird eine Kapillare mit $^1/_{100}$ oder $^1/_{1000}$ Mol Lösung von neutralem äpfelsaurem Natron beschickt und zu den schwärmenden Samenfäden geschoben, so tritt alsbald die topochemotaktische Anlockung und Ansammlung der Samenfäden in ganz typischer Weise ein. Die ziellos umherschießenden Samenfäden reagieren auf die aus dem Kapillarmund hinausdiffundierende Äpfelsäure mit einer plötzlichen Wendung der Körperachse und steuern in die Kapillare anstandslos hinein. In dieser Weise sieht man gewöhnlich nach einigen Minuten mehrere Hunderte Samenfäden sich in der Kapillare ansammeln[1]). Das förmliche Einschwärmen dauert zumeist nur 3—5 Min. lang, und schon nach 10 Min. bleiben in der Nähe der Kapillare reaktionsfähige Samenschäden nicht mehr übrig. Zuweilen werden die Samenfäden von ihrer früheren Bewegungsrichtung nach dem Kapillarmund nicht geradlinig abgelenkt, sondern sie finden erst nach einigem Hin- und Herschießen den Weg in die Kapillare. In die Kapillare gelangt verteilen sich die Samenfäden ziemlich gleichmäßig in der Flüssigkeit, aber dort tritt die Sistierung der Ortsbewegung verhältnismäßig schnell ein, worauf ich noch unten zurückkommen werde. Für den Ausfall der Versuche ist die Dimension der Kapillaren nicht ohne Belang; ich habe bei Anwendung der Kapillaren von 50 μ bis 80 μ lichtem Durchmesser immer ein günstiges Resultat erzielt, während das Einschwärmen der Samenfäden in die allzu engen Kapillaren (20 μ bis 30 μ) durch deren haptotaktische Reizbarkeit wesentlich erschwert wurde. Die in der Literatur öfters angegebene individuelle Differenz der Sensibilität wurde auch in unserem Falle vielfach beobachtet, und es fehlte hier nicht an solchen unempfindlichen Samenfäden, welche am Kapillarmund ganz indifferent vorbeigingen.

Bei Anwendung anderer neutraler Salze der Äpfelsäure, d. h. des Kalium-, Ammonium- und Calciummalat, als Kapillar-

1) In den meisten Fällen treten mehr als 200 Stück schon innerhalb 3 Minuten in die Kapillare ein.

flüssigkeit spielt sich die Erscheinung der chemotaktischen Anlockung in ganz gleicher Weise wie in der oben beschriebenen ab.

Bei abnehmendem Gehalt der Kapillarflüssigkeit an Apfelsäuresalzen tritt freilich die anlockende Wirkung zurück. Eine schwache, aber sicher wahrnehmbare Reizwirkung auf die Samenfäden übt noch eine $^1/_{20000}$ Mol Lösung von neutralen Malaten[1]) aus, so daß man wohl diese Konzentration als den Schwellenwert, in dem von Pfeffer angewandten Sinne, betrachten kann.

Die freie Äpfelsäure wirkt in niedrigeren Konzentrationen gleich gut anziehend wie die neutralen Malate, und die Reizschwelle wird ebenfalls bei einer $^1/_{20000}$ Mol Lösung erzielt. Daraus ergibt sich, daß die Samenfäden von *Isoetes* in ihrer chemotaktischen Sensibilität für Äpfelsäure keineswegs denen von Farnen und *Selaginella* nachstehen. Alle angeführten Tatsachen im Vereine mit dem Befund, daß der nicht dissoziierte Äpfelsäurediäthylester keine Anlockung der Samenfäden bewirkt, berechtigen uns auch hier zu einer schon bei den Farnen gezogenen Schlußfolgerung, daß das chemotaktisch wirksame Agens nichts anderes als das Apfelsäure-Anion $C_2H_3OH\langle{}^{COO^=}_{COO}$ ist[2]).

Eine Versuchsreihe mit saurem Calciummalat verdient eine besondere Erwähnung; bei dieser Verbindung wurde die Reizschwelle schon bei einer $^1/_{50000}$ Mol Lösung erreicht, was bei ihrem doppelt großen Gehalt an Malat-Ionen wohl verständlich ist. Bei zunehmenden Konzentrationen macht sich aber die repulsive Wirkung, wie bei der freien Säure, immer mehr geltend, und die Samenfäden dringen in eine $^1/_{1000}$ Mol Lösung dieses Salzes erst nach vielem Zögern ein. In dieser Lösung behalten aber die Spermatozoiden ihr Leben weitaus länger als in den schon erwähnten Alkalimalatlösungen.

Die in der Kapillare lebhaft schwimmenden Samenfäden eilen oft zur Mündung zurück, und einzelne gelangen sogar aus dieser in das Außenmedium. Dann werden aber die meisten Samenfäden dicht vor oder an dem Kapillarmund zu einer Schreckbewegung und Umkehr veranlaßt, um wieder in die Kapillare zurückzuwandern. Eine ähnliche Erscheinung wurde auch von Pfeffer

---

1) = ca. 0,00067 % Äpfelsäure.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, p. 807. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß das Anion $C_2H_3OH\langle{}^{COO^-}_{COOH}$ auch chemotaktisch wirksam ist.

bei den Farnsamenfäden beobachtet[1]). Diese Tatsache weist darauf hin, daß, wie wir auch noch später sehen werden, bei den Samenfäden eine phobotaktische Reaktionsfähigkeit neben der topotaktischen ausgebildet ist.

Die Crassulaceen-Äpfelsäure weicht, nach neueren Untersuchungen von Aberson[2]) und Walden[3]), im optischen und sonstigen Verhalten von der gewöhnlichen linksdrehenden Äpfelsäure ab; sie lenkt in verdünnter Lösung die Polarisationsebene nach rechts, gibt nur schwer Calcium- und Ammoniumsalze und kann nicht kristallinisch erhalten werden. Um das Verhalten der *Isoetes*-Samenfäden gegen die Crassulaceen-Säure näher zu studieren, habe ich zunächst einen wässerigen Auszug der Laubblätter von *Sedum kamtschaticum* hergestellt und durch Titration mit $^1/_{10}$ normal-NaOH-Lösung ihren Säuregehalt bestimmt, welcher fast ausschließlich auf die Äpfelsäure bezogen werden kann. Die Kapillaren wurden mit diesem neutralisierten und in entsprechendem Maße verdünnten Auszug beschickt und den Samenfäden zugeschoben. Die letzteren reagierten ganz prompt gegen diese Flüssigkeit, und selbst bei einem $^1/_{10000}$ Mol Gehalt an dieser Säure (als Natronsalz) fand noch ein deutliches Einschwärmen statt. Hieraus kann man mit Sicherheit folgern, daß diesem optischen Isomer der Äpfelsäure ein beinahe gleich hoher Reizwert wie der gewöhnlichen, linksdrehenden zukommt.

Nun will ich mich zu der Frage wenden, ob andere Stoffe als die Äpfelsäure auch einen ähnlichen chemotaktischen Reiz auf die *Isoetes*-Samenfäden ausüben können. Es wurden etwa 70 anorganische und organische Verbindungen aus verschiedenen Körperklassen einzeln in den molaren Lösungen[4]) von $^1/_{10}$, $^1/_{20}$, $^1/_{50}$ und $^1/_{100}$ auf ihre etwaige chemotaktische Reizwirkung geprüft. Einige Stoffe wurden ferner in noch stärkeren und schwächeren Konzentrationen angewandt. Bei dieser Abstufung der Konzentration dürfte kaum irgend eine Reizwirkung der angewandten Versuchslösungen unserer Beobachtung entgehen. Die einzelnen Versuche wurden wenigstens zweimal, in den meisten Fällen mehrere Male wiederholt.

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 376, 378.

2) J. H. Aberson, Ber. d. d. chem. Gesellsch., Bd. 31 (1898), p. 1432.

3) P. Walden, daselbst, Bd. 32 (1899), p. 2706.

4) Wo nicht anders bemerkt.

Verzeichnis der untersuchten Stoffe[1]).

KCl	Ameisensaures Natrium	Äther (gesättigte Lösung)
$NaCl$	Essigsaures Kalium	Äpfelsäurediäthylester
NH_4Cl	Buttersaures Natrium	Aceton (1 Mol)
$KClO_3$	Milchsaures Natrium	Chloroform (gesättigte Lösg.)
KBr	Oxalsaures Kalium	Chloralhydrat
KI	Oxalsaures Ammonium	Dextrose
$BaCl_2$	Bernsteinsaures Kalium	Lävulose
$CaCl_2$	Bernsteinsaures Natrium	Galaktose
$MgCl_2$	Weinsaures Kalium	Maltose
$CoCl_2$	Weinsaures Kalinatron	Saccharose
K_2SO_4	Weinsaures Ammonium	Laktose
Na_2SO_4	Saures zitronensaures	Raffinose
$MgSO_4$	Kalium	Dextrin (0,1 %)
$AlRb(SO_4)_2$	Zitronensaures Natrium	Inulin (0,1 %)
$ZnSO_4$	Malonsaures Natrium	Gallussäure (0,1 %)
KNO_3	Fumarsaures Kalium	Gerbsäure (0,1 %)
$NaNO_3$	Fumarsaures Natrium	Harnstoff
NH_4NO_3	Maleinsaures Kalium	Urethan
$LiNO_3$	Maleinsaures Natrium	Succinimid
$Sr(NO_3)_2$	Oxaminsaures Kalium	Benzamid
KH_2PO_4	Asparaginsaur. Natrium	Glykokoll
K_2HPO_4	———	Alanin
Na_2HPO_4	Methylalkohol (1 Mol)	Leucin
	Äthylalkohol (1 Mol)	Asparagin
———	Glyzerin	Tyrosin (gesättigte Lösung)
	Mannit	Pepton (0,5 %)

Unter den hier angeführten Stoffen konnte ich nur bei den Neutralsalzen von Bernsteinsäure, Weinsäure und Fumarsäure die chemotaktische Reizwirkung mit aller Sicherheit wahrnehmen. Bei der Beurteilung der positiven Versuchsresultate war stets eine topotaktische Reaktionsweise der Samenfäden maßgebend. Wir wollen nun die Reizwirkung der drei letztgenannten organischen Säuren etwas näher ins Auge fassen.

a) Bernsteinsäure.

Eine $^1/_{100}$ Mol Lösung von bernsteinsaurem Natron bewirkt sehr deutliche Anlockung der Samenfäden, sodaß gewöhnlich inner-

1) In den Formeln wurde das Kristallisationswasser weggelassen.

halb 5—10 Min. 100—200 Stück in der Kapillare vereint werden. Bei $^1/_{200}$ Mol ist die Reaktion erheblich geschwächt, aber noch deutlich erkennbar, womit also die Reizschwelle eben überschritten zu sein scheint. In konzentrierten Lösungen der Bernsteinsäuresalze ist die Repulsivwirkung immer mit im Spiel, und schon bei einem $^1/_{10}$ Mol Gehalt der Flüssigkeit an bernsteinsaurem Natron sammeln sich die Samenfäden nur um den Kapillarmund, welcher öfters erst später von hineinstrebenden Samenfäden vollgestopft wird.

b) Fumarsäure.

Kalium- und Natriumsalze dieser Säure gleichen in der Intensität der positiv chemotaktischen Reizwirkung denen der Bernsteinsäure, und derselbe Schwellenwert ($^1/_{200}$ Mol) wie bei den letzteren wurde überall gefunden.

c) Weinsäure.

Bei $^1/_{10}$ und $^1/_{20}$ Mol Lösungen der neutralen Tartrate halten die Attraktion und Repulsion nahezu gleichen Schritt, so daß die angelockten Samenfäden um die Mündung der Kapillare ein lebhaftes Getümmel bilden, aber gar nicht oder nur wenig in diese eindringen. Die Reizschwelle ist durch eine $^1/_{50}$—$^1/_{100}$ Mol Lösung erzielt. Übrigens machte sich bei K-, Na-, KNa- und NH_4-Salzen kein Unterschied in der Reizwirkung geltend.

Aus dem gesagten geht klar hervor, daß die neutralen Salze derjenigen organischen Säuren, welche in der molekularen Struktur der Äpfelsäure nahe verwandt sind, auch eine ähnliche Reizwirkung wie letztere auslösen, so daß die *Isoetes*-Samenfäden auf diese immer in topotaktischer Weise reagieren. Die Reizwerte der drei erwähnten Säuren sind aber weitaus niedriger als der der Äpfelsäure, wie aus dem Vergleich der Reizschwelle sofort ersichtlich ist. Es ist noch darauf aufmerksam zu machen, daß den Amid- und Imidderivaten der Bernsteinsäure, Asparaginsäure (als Natronsalz), Asparagin und Succinimid, die in Rede stehende Reizwirkung gänzlich abgeht. Die Versuche mit malonsaurem Natrium zeigten, daß es in $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ Mol Lösungen eine ganz schwache Anlockung der Samenfäden bewirkt, während schon bei $^1/_{50}$ Mol die Reaktion nicht mehr wahrnehmbar ist.

Sehr beachtenswert ist das Verhalten der Maleinsäure, dem allbekannten Stereoisomer der Fumarsäure. Bei wiederholten Versuchen mit maleinsaurem Natron in den Konzentrationen von $^1/_{10}$—$^1/_{100}$ Mol konnte ich in keinem Falle eine positiv chemotaktische Reaktion der Samenfäden beobachten; die letzteren schießen in der Umgebung der Kapillare, die mit den genannten Lösungen beschickt sind, ganz indifferent umher. Nur einige Male glaubte ich eine vorübergehende schwache Ansammlung vor der Mündung der Kapillare, welche $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ Mol Lösung von Kaliummaleinat enthielt, wahrgenommen zu haben. Bekanntlich hat Pfeffer[1]) seinerzeit festgestellt, daß die Farnsamenfäden auf die Maleinsäure positiv chemotaktisch reagieren, während die Fumarsäure dabei ganz wirkungslos bleibt. Die Samenfäden aus zwei verschiedenen Pflanzengruppen weisen also einen höchst merkwürdigen Gegensatz auf, hinsichtlich der Reizreaktion gegen die beiden genannten stereoisomeren Körper[2]). Auf die theoretische Verwertung der hier angeführten Tatsachen wollen wir später nochmals zurückkommen.

Durch die übrigen, in obigem Verzeichnis angeführten Stoffe wurde, wie schon gesagt, in keinem Falle eine topochemotaktische Anlockung der Samenfäden erzielt. Hierher gehören die sämtlichen untersuchten anorganischen Salze, mono- und tribasischen organischen Säuren (als Neutralsalze) und die übrigen organischen Verbindungen aus verschiedenen Körperklassen. Von den dibasischen organischen Säuren ist auch die Oxalsäure unwirksam. Es ist freilich nicht ausgeschlossen, daß unter Umständen eine kleine Anzahl von Samenfäden sich mit der Zeit in der Kapillare ansammelt, welche einen solchen indifferenten Stoff enthält. Das kommt dadurch zustande, daß einzelne herumschießende Samenfäden, deren Weg zufällig in die Kapillarmündung führt, unbehindert darin fortrücken, falls die Kapillarflüssigkeit keine besondere abstoßende Wirkung ausübt. Ein solches ist der Fall zB. bei den $^1/_{10}$—$^1/_{100}$ Mol Lösungen von KNO_3, NH_4NO_3, $NaCl$ usw. und $^1/_{20}$—$^1/_{100}$ Mol Lösungen von K_2SO_6, $MgCl_2$, $CaCl_2$ usw.; aber in diesen Lösungen wird die Bewegungstätigkeit der Samenfäden sehr bald aufgehoben, und sie

1) Pfeffer, a. a. O., p. 382.

2) Die Ernährungsphysiologie der Pilze zeigt vielfach, daß die Organismen zwischen den stereoisomeren Körpern eine Wahl treffen können.

können die Kapillare nicht mehr verlassen. Die Zahl solcher zufällig eindringender Samenfäden bleibt gewöhnlich nur gering, weil die Schwärmperiode der *Isoetes*-Samenfäden von kurzer Dauer ist. Es überrascht uns nicht, daß in extremen Fällen schließlich einige Dutzend Samenfäden in dieser Weise in der Kapillare eingefangen wurden, besonders dann, wenn die Samenfäden sich in der Nähe der Kapillare massenhaft vorfanden.

Die exzeptionell starke Reizwirkung der Apfelsäure berechtigt uns zu der Annahme, daß dieser Substanz die wichtige Rolle zufällt, die Samenfäden in die Archegonien hineinzulocken, wie es von Pfeffer bei den Farnen wahrscheinlich gemacht wurde. Man kann nur mit ziemlich großer Mühe das Einschwärmen der Samenfäden ins Archegonium unter dem Mikroskop verfolgen[1]), da in unserem Fall die soeben geöffneten Archegonien auf den undurchsichtigen, kugeligen Makroprothallien verhältnismäßig selten anzutreffen sind. Auf den direkten makrochemischen Nachweis der Äpfelsäure in den Prothallien mußte ich einstweilen verzichten, weil mir zu diesem Zweck genügend reichliches Material nicht zur Verfügung stand. Es fragt sich nun, ob vielleicht die anderen, gleichfalls chemotaktisch wirksamen organischen Säuren bei der Anlockung der Samenfäden ins Archegonium mitwirken. Das dünkt mich jedoch nicht sehr plausibel, weil die Reizwirkung dieser Säuren etwa 100—200mal geringer ist als die der Äpfelsäure, und folglich ihre Konzentration in den Archegonien sehr beträchtlich sein müßte, um einen nennenswerten Reizerfolg erzielen zu können.

IV. Verhältnis zwischen Reizintensität und Reaktionsgröße.

Pfeffer hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß die chemotaktische Empfindlichkeit der Farnsamenfäden durch die vorhergehende Reizung mit Äpfelsäure abgestumpft wird, und daß das Webersche Gesetz auch hier seine Gültigkeit bewährt[2]). Man

---

1) Vor längerer Zeit sagte hierüber W. Hofmeister (Die Entwicklungsgeschichte der *Isoetes lacustris*, Abhandl. d. K. S. Ges. d. Wissensch., Bd. 4 (1852), p. 131): „Der dünnflüssige Schleim, welcher den Mündungskanal reifer Archegonien ausfüllt, umschloß zu dieser Zeit öfters fädliche Körper festen, schleimigen Stoffes, welche füglich die Reste bewegungslos gewordener Spermatozoiden sein konnten."

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 395.

kann dieses Gesetz in folgender Weise aussprechen, wenn man die Reaktion der Empfindung substituiert: Befindet sich ein Organismus bereits in einem Reizzustand, so ist ein nach der Intensität des schon vorhandenen Reizes verschiedener absoluter Reizzuwachs nötig, um eine eben merkliche neue Reaktion, d. h. die Erreichung der Unterschiedsschwelle, zu erzielen. Oder mit anderen Worten: Zur Erzielung der Schwellenreaktion muß der schon wirksame Reiz und der Reizzuwachs stets in demselben Verhältnis stehen. Die Methode der Unterschiedsschwelle hat Pfeffer in seinen Studien in Anwendung gebracht. Es wurde von ihm festgestellt, daß innerhalb gewisser Grenzen die Schwellenreaktion der Farnsamenfäden erst dann eintritt, wenn die Äpfelsäurelösung in der Kapillare 30mal stärker konzentriert ist als die Außenflüssigkeit. Ähnliches wurde später auch bei der positiven Chemotaxis des *Bacterium termo* gegen Fleischextrakt konstatiert, wobei aber schon etwa vierfache Steigerung des Reizes zur Erzielung der Unterschiedsschwelle ausreichte[1]). Die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes wurde weiterhin bei einigen anderen Reizerscheinungen der pflanzlichen Lebewesen nachgewiesen; so zB. von Miyoshi[2]) beim Chemotropismus der Pilzfäden und Pollenschläuche und von Massart[3]) beim Phototropismus der Sporangienträger von *Phycomyces*.

Um zu erfahren, wie sich das Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße bei unserem Falle gestaltet, habe auch ich eine Reihe von Versuchen angestellt. Zu diesem Zweck wurden die auf den Objektträger gebrachten Mikroprothallien, nach Entfernen des Kulturwassers, mit einer Lösung von äpfelsaurem Natron versetzt, welche noch einige Mal durch Absaugen erneuert wurde. Beim Auflegen des Deckglases schwärmten die Samenfäden in diese Lösung reichlich heraus, worauf eine Kapillare mit den konzentrierteren Malatlösungen hinzugeschoben wurde. Die einzelnen Versuchsreihen wurden mehrmals unter möglichst gleichen Außenbedingungen wiederholt. Mit Rücksicht auf die Diffusion des Äpfelsäuresalzes ist es oft ratsam, die Feststellung der Resultate möglichst bald nach Zuschiebung der Kapillare zu erledigen.

Bei der Ausführung der Versuche war ich zunächst durch die Beobachtung überrascht, daß die Kapillarflüssigkeiten, welche 30-, 40-, 50- usw. mal mehr Äpfelsäure als die Außenflüssigkeit ent-

1) Pfeffer, daselbst Bd. 2, p. 634.

2) Miyoshi, Botan. Zeitung 1894, p. 21; Flora, Bd. 78 (1894), p. 81.

3) Massart, Bull. d. l'Acad. royale de Belgique, 3 sér., Bd. 16 (1888), No. 12.

hielten, auf die Samenfäden gar nicht chemotaktisch wirkten. Alsdann ging ich zu größeren Konzentrationsdifferenzen über, worauf sich bald herausstellte, daß die chemotaktische Anlockung dann eben bemerklich wird, wenn der Äpfelsäuregehalt der Kapillarflüssigkeit 400mal größer ist als die Außenflüssigkeit. Die Versuche wurden mit den folgenden Kombinationen ausgeführt:

Tabelle I.

Die Außenflüssigkeit enthält Äpfelsäure in Mol	Die Kapillarflüssigkeit besitzt die				
	100-	200-	300-	400-	500fache
	Konzentration und enthält an Äpfelsäure in Mol				
$^1/_{1\,000\,000}$	$^1/_{10\,000}$ (0)	$^2/_{10\,000}$ (?)	$^3/_{10\,000}$ (A_1)	$^4/_{10\,000}$ (A_2)	$^5/_{10\,000}$ (A_2)
$^1/_{100\,000}$	$^1/_{1000}$ (0)	$^2/_{1000}$ (0)	$^3/_{1000}$ (?)	$^4/_{1000}$ (A_1)	$^5/_{1000}$ (A_2)
$^1/_{10\,000}$	$^1/_{100}$ (0)	$^2/_{100}$ (0)	$^3/_{100}$ (0)	$^4/_{100}$ (A_1)	$^5/_{100}$ (A_2)[1]
$^1/_{1000}$	$^1/_{10}$ (0)	—	—	—	—
0 (Kontrolle)		$^1/_{20\,000}$ (A_1)	$^1/_{10\,000}$ (A_2)	usw.	

Die Zahlen in den sechs Vertikalspalten der obigen Tabelle bezeichnen den Gehalt an äpfelsaurem Natron der Außen- und der Kapillarflüssigkeit. Die Reaktionsgrade der Samenfäden sind durch die Zeichen 0, ?, A_1 und A_2 bezeichnet, wobei A_1 eine eben merkliche Reaktion und A_2 ein promptes Einschwärmen in die Kapillare darstellt. Wie aus obiger Tabelle ersichtlich, tritt die chemotaktische Schwellenreaktion stets dann ein, wenn die Kapillarflüssigkeit 400mal so konzentriert ist als die Außenflüssigkeit, welche $^1/_{100\,000}$—$^1/_{10\,000}$ Mol Äpfelsäure im Liter enthält[2]). Dasselbe Verhältnis hält bei der noch größeren Verdünnung der Außenflüssigkeit ($^1/_{1\,000\,000}$ Mol) nicht mehr an, da hierbei die Unterschiedsschwelle schon durch die 200—300fache Steigerung des Reizes überschritten wird. Immerhin bleibt es sehr beachtenswert, daß solch eine enorm verdünnte Äpfelsäurelösung noch eine gewisse Reizwirkung auf die Samenfäden ausübt, was aus der Abstumpfung der Sensibilität der letzteren hervorgeht. Bei einem $^1/_{1000}$ Mol Gehalt der Außenflüssigkeit an Äpfelsäure reagieren die Samenfäden gar nicht gegen die Kapillare, die $^1/_{10}$ Mol Natrium-

1) Hier ist schon eine schwache Repulsion bemerklich.

2) Da bei den angewandten verdünnten Lösungen äpfelsaures Natron beinahe vollständig dissoziiert ist, so ändern sich die hier eruierten Verhältnisse in keiner Beziehung, wenn man die Äpfelsäure-Ionen als das chemotaktisch wirksame Agens betrachtet.

malat enthält; die noch höheren Konzentrationen waren, der starken Repulsivwirkung halber, nicht mehr anwendbar.

Es sei beiläufig bemerkt, daß auch die Crassulaceen-Äpfelsäure die Sensibilität der Samenfäden für gewöhnliche Äpfelsäure in demselben Verhältnis in Anspruch nimmt. Wenn also $^1/_{100000}$ Mol Crassulaceen-Säure (als Natronsalz) im Außenmedium vorhanden ist, so wird das Einschwärmen der Samenfäden in die Kapillare erst bei einem $^4/_{1000}$ Mol Gehalt der letzteren an Äpfelsäure veranlaßt.

Aus alledem geht klar hervor, daß sich auch in unserem Falle das Webersche Gesetz als gültig erweist. Bemerkenswert ist aber die Tatsache, daß hierbei die Unterschiedsschwelle erst durch einen erheblich großen Reizzuwachs erreicht wird; dieser Wert ist in der Tat etwa zehnmal größer als bei den Farnsamenfäden. Man kann wohl auf den Gedanken kommen, daß eine so grobe Unterschiedsempfindung sehr leicht eine Unsicherheit der Anlockung der Samenfäden ins Archegonium zur Folge haben könnte. Dieser Übelstand ist jedoch für unseren Fall gewiß ohne Belang, da außerhalb eines submers sich entwickelnden, winzigen Makroprothalliums eine nennenswerte homogene Lösung der Äpfelsäure niemals zustande kommen kann.

Nun wende ich mich zu der Frage, ob sich das besprochene Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße auch bei der Chemotaxis gegen die schwächer anlockend wirkenden Stoffe konstatieren ließe. Es seien zunächst einige diesbezügliche Versuchsresultate mitgeteilt.

Tabelle II.

	Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)	Die Kapillarflüssigkeit besitzt die 100-	200-	400fache
		Konzentration und enthält		
Fumarsaures Kalium	$^1/_{2000}$	$^1/_{20}$ (0)	$^1/_{10}$ (?)	—
"	$^1/_{4000}$	—	$^1/_{20}$ (?)	$^1/_{10}$ (A_1)
"	$^1/_{8000}$	—	—	$^1/_{20}$ (A_1)
Bernsteinsaures Kalium	$^1/_{2000}$	$^1/_{20}$ (0)	$^1/_{10}$ (?)	—
"	$^1/_{4000}$	—	$^1/_{20}$ (?)	$^1/_{10}$ (A_1)
"	$^1/_{8000}$	—	—	$^1/_{20}$ (A_1)
Weinsaures Kalium	$^1/_{2000}$	$^1/_{20}$ (0)	—	—
"	$^1/_{4000}$	—	$^1/_{20}$ (?)	—
"	$^1/_{8000}$	—	—	$^1/_{20}$ (A_1)

Wie aus obigen Resultaten ersichtlich, gilt das Webersche Gesetz auch für die schwächere Reizwirkung von Bernstein-, Wein- und Fumarsäure, und in allen Fällen wird die Unterschiedsschwelle stets erreicht, wenn die Kapillarflüssigkeit 200—400fach größere Konzentration als die Außenlösung besitzt. Eine nähere Präzision des Wertes der Unterschiedsschwelle wurde hierbei dadurch erschwert, daß die Kapillarflüssigkeit schon in den angewandten Konzentrationen mehr oder minder abstoßend wirkt.

Die Frage ist nun aufzuwerfen, ob die Sensibilität der Samenfäden für die Äpfelsäure auch durch die Reizung durch andere chemotaktisch wirksame Stoffe beeinflußt wird. Ein Versuch in dieser Richtung wurde von Pfeffer[1]) angestellt. Er hat nämlich konstatiert, daß 0,05 % Maleinsäure in der Außenflüssigkeit das Einschwärmen der Farnspermatozoiden in eine mit 0,04 % Äpfelsäure gefüllte Kapillare verhindert. Meine diesbezüglichen Versuchsergebnisse habe ich in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle III.

	Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)	Die Kapillarflüssigkeit enthält an äpfelsaurem Natrium (Mol)			
		$^1/_{1000}$	$^1/_{500}$	$^1/_{200}$	$^1/_{100}$
Fumarsaures Natrium	$^1/_{1000}$	0	A_1	A_2	A_2
"	$^1/_{100}$	0	0	0	0
Bernsteinsaures Natrium	$^1/_{1000}$	0	A_1	A_2	A_2
"	$^1/_{100}$	0	0	0	0
Weinsaures Natrium	$^1/_{1000}$	?	A_1	A_2	A_2
"	$^1/_{100}$	0	0	0	?

Hieraus sieht man sofort, daß die Empfindlichkeit der Samenfäden für die Äpfelsäure auch durch die Reizwirkung anderer chemotaktisch wirksamer Stoffe im bestimmten Verhältnis herabgesetzt wird. Ferner ist klar, daß hierbei der Unterschiedsschwelle derselbe Wert zukommt, wie in den bereits erwähnten Versuchsreihen überall aufgefunden wurde. Da nämlich eine $^1/_{1000}$ Mol Lösung von Bernsteinsäure, Fumarsäure oder Weinsäure in ihrer Reizwirkung ungefähr einer $^1/_{100000}$—$^1/_{200000}$ Mol Äpfelsäurelösung entspricht, so sieht man, daß die Schwellenreaktion

1) Pfeffer, a. a. O., Bd. 1, p. 399.

hier auch erst durch 200—400fache Steigerung des Reizes erzielt wird. Aus den hier angeführten Tatsachen kann man weiter den Schluß ziehen, daß die chemotaktische Reizwirkung der Äpfelsäure und der ihr nahe verwandten Körper auf einem und demselben Perzeptionsvorgang beruht. Die wechselseitige Herabdrückung der Sensibilität durch die genannten Substanzen kommt also sehr wahrscheinlich dadurch zustande, daß ein schon wirksames Reizmittel den Perzeptionsapparat der Samenfäden in Anspruch nimmt und diesen für einen anderen in gleicher Richtung wirkenden Reizstoff im bestimmten Grade unempfänglich macht[1]. Auf die weitere theoretische Erörterung soll später eingegangen werden.

Das Vorhandensein der indifferenten Substanzen in der Außenflüssigkeit beeinflußt freilich nicht die Sensibilität der Samenfäden in besagter Weise. Die Experimente haben gezeigt, daß die chemotaktische Reaktion der Samenfäden gegen eine $^1/_{100}$—$^1/_{1000}$ Mol Äpfelsäuresalzlösung gar nicht beeinträchtigt wurde, als die Außenflüssigkeit einen der folgenden Stoffe enthielt:

$^1/_{1000}$ Mol maleinsaures Natrium, asparaginsauses Natrium, oxalsaures Natrium, zitronensaures Natrium, essigsaures Natrium, buttersaures Natrium, milchsaures Natrium.

$^1/_{100}$ Mol Asparagin, Rohrzucker, Kaliumnitrat, Natriumchlorid.

V. Die Repulsion durch die freien Säuren und die Alkalien.

Über die negativ chemotaktische Reizbewegung der Samenfäden sind wir bisher sehr wenig unterrichtet. Ich will mich in den folgenden Kapiteln mit dieser Frage etwas eingehender beschäftigen und hier zunächst die Wirkung der freien Säuren ins Auge fassen.

Wie oben angedeutet, wird die freie Äpfelsäure schon in mäßiger Konzentration von den Samenfäden gemieden. Bei einer $^1/_{1000}$ Mol Lösung freier Äpfelsäure macht sich die Repulsivwirkung dadurch bemerklich, daß die angelockten Samenfäden plötzlich vom Kapillarmund zurückprallen und erst nach vielem Zögern in die Kapillare hineingehen. Mit zunehmender Konzen-

---

1) Daß es sich nicht um eine gegenseitige Kompensation der anlockenden Wirkung der Außen- und Kapillarlösung handelt, braucht hier kaum betont zu werden. Vgl. Rothert, Flora, Bd. 88, p. 386.

tration tritt die Abstoßung immer stärker ein, und bei $^1/_{500}$ Mol wird diejenige Konzentration erreicht, bei welcher die Samenfäden dicht am Kapillarmund ein lebhaftes Getümmel bilden, aber zumeist nicht tiefer in die Kapillare eindringen können, so lange sie noch beweglich bleiben. Diese letztere kritische Konzentration kann man immer mit hinreichender Genauigkeit feststellen und wohl als ein vergleichbares Maß für die Repulsivwirkung verschiedener Stoffe benutzen. Bei noch stärkeren Konzentrationen werden die Samenfäden schon in gewisser Entfernung vom Kapillarmund zum Zurückweichen veranlaßt, so daß eine ansehnliche Ansammlung der Samenfäden nirgends zustande kommt. Nach der Feststellung von Buller[1]) scheint die erwähnte kritische Konzentration für freie Äpfelsäure bei den Samenfäden von Farnen etwa zwischen 0,03 % und 0,04 % (= ca. $^1/_{400}$ Mol) zu liegen, also kaum merklich höher als in unserem Falle.

Die Vermutung, daß die repulsive Wirkung der freien Äpfelsäure eigentlich den H-Ionen in der Lösung zufällt, wurde schon vielfach geäußert[2]). Jedoch darf man das nicht ohne weiteres behaupten, weil in der wässerigen Lösung ein erheblicher Teil der Äpfelsäure in undissoziiertem Zustand existiert[3]). Pfeffer[4]) hat zwar seinerzeit gefunden, daß die Repulsivwirkung von 0,01 % freier Äpfelsäure durch den Zusatz von 0,2 % Zitronensäure stark gesteigert wurde. Es bedarf allerdings noch eines strengeren Beweises, um die negativ chemotaktische Wirkung der H-Ionen sicherzustellen.

Das Prinzip der von mir zu diesem Zweck angewandten Versuchsmethode besteht darin, daß eine bestimmte Menge einer

---

1) Buller, Annals of Botany, Vol. 14, p. 561.

2) Buller, a. a. O., p. 567; Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2, p. 801.

3) Wir zitieren nach W. Ostwald (Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 3 (1899), p. 370) folgende Zahlen, die den Dissoziationsgrad der Äpfelsäure in verschiedenen Konzentrationen zum Ausdruck bringen.

Konzentration (Mol)	Dissoziierter Anteil (%)
$^1/_{32}$	10,64
$^1/_{64}$	14,64
$^1/_{128}$	20,10
$^1/_{256}$	27,10
$^1/_{512}$	36,0
$^1/_{1024}$	46,8
$^1/_{2048}$	59,8.

4) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 387.

fremden Säure der Kapillarflüssigkeit beigegeben und dann untersucht wird, ob sich die Stärke der Repulsion wirklich wie die Konzentration der freien H-Ionen verhält. Die Kapillaren wurden mit der $^1/_{1000}$ Mol Natriummalatlösung beschickt, welcher verschiedene anorganische und organische Säuren in wechselnden Mengen hinzugegeben waren. Von jeder dieser Säuren wurde dann durch vergleichende Versuche diejenige kritische Konzentration ermittelt, bei welcher sich ein dichtes Getümmel der Samenfäden, der Repulsivwirkung halber, eben an der Mündung der Kapillare entwickelt, wie wir oben bei der $^1/_{500}$ Mol freien Äpfelsäure bemerkt hatten. Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle IV.

Säure		Affinitätskoeffizient[1]	Gefundene kritische Konzentration in Mol
Salzsäure	HCl		$^1/_{600}$
Salpetersäure	HNO_3		$^1/_{600}$
Schwefelsäure	H_2SO_4		$^1/_{1200}$
Phosphorsäure	H_3PO_4		$^1/_{600}$
Borsäure	H_2BO_3		$+ ^1/_5$
Ameisensäure	$H \cdot COOH$	0,0214	$^1/_{400}$
Essigsäure	$CH_3 \cdot COOH$	0,0018	$+ ^1/_{50}$[2]
Buttersäure	$C_3H_7 \cdot COOH$	0,00149	$+ ^1/_{50}$
Milchsäure	$C_2H_4 \cdot OH \cdot COOH$	0,0138	$^1/_{200}$
Oxalsäure	$(COOH)_2$	10,0 (?)	$^1/_{1000}$
Bernsteinsäure	$C_2H_4 \cdot (COOH)_2$	0,00665	$^1/_{125}$
Weinsäure	$C_2H_2 \cdot (OH)_2 \cdot (COOH)_2$	0,097	$^1/_{400}$
Fumarsäure	$C_2H_2 \cdot (COOH)_2$	0,093	$^1/_{500}$
Maleinsäure	$C_2H_2 \cdot (COOH)_2$	1,17	$^1/_{600}$
Asparaginsäure	$C_2H_3 \cdot NH_2 \cdot (COOH)_2$	—	$^1/_{400}$
Zitronensäure	$C_3H_4 \cdot OH \cdot (COOH)_3$	—	$^1/_{700}$

Aus obigen Resultaten geht zunächst hervor, daß die gefundenen kritischen Konzentrationen für alle starken Mineralsäuren, d. h. HCl, HNO_3, H_2SO_4 und H_3PO_4[3]), einander genau äquivalent sind; sie betragen nämlich $^1/_{600}$ Norm.

1) Ostwald, a. a. O., p. 174 ff.

2) Die kritische Konzentration ist etwas höher als $^1/_{50}$ Mol, ist aber nicht näher bestimmbar.

3) H_3PO_4 verhält sich bekanntlich wie eine monobasische Säure.

In den Kapillarflüssigkeiten, welche eine gleich starke Repulsivwirkung ausüben, mußten also die H-Ionen immer in derselben Konzentration enthalten sein.

Da indes jede dieser Flüssigkeiten ein Gemisch von einer starken Mineralsäure und einem Salz der schwach dissoziierenden Säure, äpfelsaurem Natron, darstellt, so muß sich das Gleichgewicht zwischen den Ionen in der Weise einstellen, daß die H der starken Säuren, zB. HCl, und das Äpfelsäureradikal in Wechselwirkung treten, um schwach dissoziierende Äpfelsäuremoleküle zu bilden, bis die übrig bleibende HCl mit der entstandenen Äpfelsäure isohydrisch geworden ist. Nach dieser Erwägung kann man die Konzentration der H-Ionen in der benutzten Kapillarflüssigkeit annähernd wie folgt berechnen: nimmt man zunächst an, daß von $^1/_{600}$ Mol HCl in der Lösung etwa $^1/_{760}$ Mol zur Bildung der Äpfelsäure verbraucht wird, so beträgt die Konzentration der übrigbleibenden HCl, welche total dissoziiert ist, $^1/_{2850}$ Mol. Da nun anderseits die hierbei gebildete Äpfelsäure mit der Konzentration von $^1/_{760} \times {}^1/_2 = {}^1/_{1520}$ Mol zu ca. 53,3 % dissoziiert ist[1], so beträgt die Konzentration der von dieser abdissoziierten H-Ionen ebenfalls $^1/_{2850}$ Norm[2]). Damit wird also das erforderliche Dissoziationsgleichgewicht erreicht. Hieraus ergibt sich, daß die Konzentration der gesamten H-Ionen in dem oben erwähnten Kapillargemisch von einer Mineralsäure und Natriummalat immer $^1/_{2850} \times 2 = {}^1/_{1425}$ Norm ist. Beiläufig sei hier bemerkt, daß die ganz wenig dissoziierte Borsäure in einer sehr hohen Konzentration noch nicht hinreichend stark repulsiv wirkte, um das Einschwärmen der Samenfäden in die Kapillare zu verhindern.

Bei den Versuchen mit den organischen Säuren läßt sich die Konzentration der H-Ionen im Kapillargemisch wegen der komplizierteren Gleichgewichtsverhältnisse nicht leicht ausrechnen. Nur in den einfacheren Fällen, zB. bei sehr schwachen Säuren, Buttersäure und Essigsäure, kann man die Konzentration der H-Ionen annähernd berechnen nach der Annahme, daß die Säure und äpfelsaures Natron gar nicht aufeinander wirken; da nun $^1/_{50}$ Mol Essigsäure zu ca. 30 % dissoziiert ist[3]), so muß die hierbei gefundene kritische Konzentration der H-Ionen noch etwas größer

1) Bis zu dieser Konzentration verhält sich die Äpfelsäure praktisch wie eine monobasische Säure und dissoziiert nur ein H-Ion ab.

2) Gramm pro Liter.

3) Ostwald, l. c., p. 174.

als $^1/_{1600}$ Norm. sein, also ungefähr gleich wie bei den oben erwähnten Mineralsäuren. Für die übrigen organischen Säuren kann man nur ersehen, daß die Werte der gefundenen kritischen Konzentrationen der Hauptsache nach dieselbe Reihenfolge wie die der Dissoziationskonstanten aufweisen.

Aus alledem geht bestimmt hervor, daß die abstoßende Wirkung der freien Säuren in erster Linie den H-Ionen in den Lösungen zufällt.

Es sei nochmals betont, daß mit der oben erwähnten kritischen Konzentration der H-Ionen nur derjenige Grad der Repulsion gekennzeichnet ist, welcher mit der anziehenden Wirkung der im betreffenden Kapillargemisch vorhandenen Äpfelsäure-Anionen eben im Gleichgewicht steht. Wenn daher die Konzentration des äpfelsauren Salzes im Kapillargemisch hinreichend erniedrigt ist, so sieht man, daß die besagte Repulsivwirkung schon durch eine sehr kleine Menge von H-Ionen hervorgerufen wird, und man kann in dieser Weise den Schwellenwert für die negativ chemotaktische Reizwirkung der H-Ionen approximativ bestimmen. In der Tat konnte ich bei Anwendung des Gemisches von $^1/_{20\,000}$ Mol Natriummalat und $^1/_{2000}$ Mol Milchsäure, resp. $^1/_{6000}$ Mol HCl, noch eine deutliche Repulsiverscheinung wahrnehmen, was darauf hinweist, daß das Empfindungsvermögen der Samenfäden für die H-Ionen sehr fein ausgebildet ist.

Zwischen der Reiz- und Reaktionsgröße bei der negativen Chemotaxis besteht ein ganz anderes Verhältnis als jenes, das oben bei der positiven Chemotaxis gegen Apfelsäure beobachtet wurde. Ich habe eine Versuchsreihe mit folgenden Kombinationen der Außen- und Kapillarflüssigkeit angestellt.

Tabelle V.

Die Kapillarflüssigkeit enthält	Die Außenflüssigkeit enthält an HCl Mol			
$^1/_{1000}$ Mol Natriummalat + $^1/_{500}$ Mol HCl	0	$^1/_{10\,000}$	$^1/_{5000}$	$^1/_{2000}$

In allen obigen Versuchen wurde immer ganz dieselbe Repulsiverscheinung beobachtet; die in $^1/_{2000}$ Mol HCl-Lösung befindlichen Samenfäden wurden gleich stark vom Kapillarmund abgestoßen wie die im Wasser schwimmenden. Da aber die Konzentration der freien H-Ionen im angewandten Kapillargemisch sicher noch etwas

niedriger als $^1/_{1000}$ Norm ist, so ist ersichtlich, daß die Samenfäden einen verhältnismäßig kleinen Konzentrationsunterschied der H-Ionen wahrzunehmen vermögen. Bei der freien Äpfelsäure wächst also die abstoßende Wirkung der H-Ionen beinahe in gleichem Grade mit der zunehmenden Konzentration, während die Anziehung durch die Anionen, dem Weberschen Gesetz gemäß, dabei nur äußerst langsam steigt[1]). Daraus ist leicht erklärlich, daß bei konzentrierteren Lösungen der freien Äpfelsäure die Repulsivwirkung allein immer stärker hervortritt. Die genannten Sachverhältnisse kann man ferner in folgender Weise direkt beweisen: Die vergleichenden Versuche wurden mit den Kapillaren angestellt, deren Flüssigkeiten neben $^1/_{600}$ Mol KCl Natriummalat in den molaren Konzentrationen von $^1/_{1000}$, $^1/_{400}$, $^1/_{200}$, $^1/_{100}$ und $^1/_{50}$ enthielten. Es wurde dabei gefunden, daß sich die Repulsivwirkung der H-Ionen auf die Samenfäden bei den Kapillaren mit $^1/_{1000}$ — $^1/_{200}$ Mol Natriummalat praktisch in gleichem Grade abspielt, und daß die Abstoßung durch die H-Ionen erst bei der Kapillare mit $^1/_{50}$ Mol Natriummalat der anziehenden Wirkung weicht.

Ähnlich wie freie Säuren wirken alkalische Lösungen abstoßend auf die Samenfäden. Pfeffer hat einige Versuche mit Lösungen angestellt, welche neben 0,01 % Äpfelsäure 0,5 % resp. 0,1 % Na_2CO_3 enthielten. In beiden Fällen hat er gesehen, daß die durch Äpfelsäure angelockten Samenfäden vor der Mündung der Kapillare zurückprallten. Die naheliegende Vermutung, daß wir es hierbei mit der negativ chemotaktischen Wirkung der OH-Ionen zu tun haben, konnte ich durch folgende Experimente bestätigen, welche in derselben Weise wie bei freien Säuren angestellt wurden. Die Kapillaren wurden mit den Gemischen von $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat und verschiedenen Laugen beschickt. Für die letzteren wurden folgende kritische Konzentrationen gefunden:

Natriumhydroxyd	$NaOH$	$^1/_{700}$ Mol
Kaliumhydroxyd	KOH	$^1/_{700}$ „
Bariumhydroxyd	$Ba(OH)_2$ . . .	$^1/_{1400}$ „
Ammoniumhydroxyd	NH_4OH . .	+ $^1/_{200}$ „

1) „Während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt, wächst die Empfindung (die Reaktion) in arithmetischer Progression“ (Pfeffer, a. a. O., p. 401).

Die Lösungen der drei ersten, stark dissoziierten Hydroxyde üben also in äquivalenten Konzentrationen gleich starke Repulsivwirkung aus, was bestimmt darauf hinweist, daß das chemotaktisch wirksame Agens nichts anderes als die OH-Ionen sein kann. Die Beurteilung der Versuchsresultate ist hier oft dadurch erschwert, daß die alkalische Lösung stark schädigend[1]) auf die Samenfäden wirkt, und diese in der Nähe des Kapillarmundes häufig ihre Bewegung einstellen. Darum ist auch eine nähere Präzision der kritischen Konzentration beim schwach dissoziierten NH_4OH leider unmöglich gewesen.

Wie im obigen näher dargetan wurde, üben die H- und OH-Ionen auf die Samenfäden spezifische chemotaktische Reize aus, auf welche von diesen stets mit Fliehen von der Reizquelle geantwortet wird. Die vielfach beobachtete negative Chemotaxis der Bakterien und Flagellaten gegen freie Säuren und Alkalien beruht ohne Zweifel auf der Ausbildung der Perzeptionsfähigkeit für H- resp. OH-Ionen. Garrey[2]) hat nachgewiesen, daß die starken Mineralsäuren und die Laugen in der Konzentration $^1/_{1000}$ bezw. $^1/_{500}$ Äquiv. gleich starke Repulsivwirkung auf das Infusor *Chilomonas* hervorrufen. Die chemotaktischen Wirkungen der H- und OH-Ionen verhalten sich also zueinander wie 2 : 1. Es ist interessant festzustellen, daß die relative Wirksamkeit der beiden genannten Ionen auch in unserem Fall nahezu in demselben Verhältnis steht. Die chemotaktische Empfindlichkeit der Samenfäden für H- und OH-Ionen läßt sich gewissermaßen mit unserer Geschmacksempfindung vergleichen. Die Schwellenkonzentration der H-Ionen für unseren sauren Geschmack beträgt nach Richards[3]) und Kahlenberg[4]) $^1/_{800}$ Äquiv., und jene der OH-Ionen für den Süßgeschmack nach Höber und Kiessow 0,009—0,012 Äquiv.[5]).

Die Giftwirkung der freien Säuren und der Alkalien auf gewisse Pflanzen wurde von True und Kahlenberg[6]) auf ihren Gehalt an H- resp. OH-Ionen zurückgeführt. Es ist nun aus

1) Die *Isoetes*-Samenfäden sind widerstandsfähiger gegen die H-Ionen, und sie können ihre Beweglichkeit in der $^1/_{1000}$ Mol HCl-Lösung mehrere Minuten lang beibehalten.

2) W. F. Garrey, The effects of ions upon the aggregation of flagellated Infusoria. Amer. Journ. Physiol., Bd. 3 (1900), p. 299.

3) Amer. chem. Journ., Bd. 20 (1898), p. 121.

4) Journ. of physical Chemistry, Bd. 4 (1899), p. 33.

5) R. Höber, Physikal. Chemie d. Zelle u. der Gewebe. Leipzig 1902, p. 183.

6) L. Kahlenberg and R. H. True, On the toxic action of dissolved salts and their electrolytic dissociation. Botanical Gazette, Vol. 22 (1896), p. 91.

unseren Versuchsresultaten ersichtlich, daß die Giftigkeit und Reizwirkung dieser beiden Ionen auf die Samenfäden nicht immer Hand in Hand gehen. Die H-Ionen wirken abstoßend auf die Samenfäden schon in einer Konzentration, welche viel niedriger als die letale Grenze ist, während die Samenfäden, unter der Anlockung durch die Äpfelsäuresalze, oft in eine die OH-Ionen enthaltende Kapillarflüssigkeit einschwärmen, obgleich sie darin bald ihren Tod finden.

VI. Die negative Chemotaxis gegen die Schwermetall-Ionen.

Was man bis heute über die Wirkung der Schwermetallsalze auf die Samenfäden kennt, beschränkt sich auf die folgende Beobachtung Pfeffers[1]): „Ebenso schwärmten die (Farn-) Samenfäden massenhaft in eine Kapillare, in welcher eine Flüssigkeit mit 0,01 % Äpfelsäure und 0,01 % Quecksilberchlorid sich befand, in der sie sofort ihren Tod fanden . . . . Ob diese Flüssigkeit vielleicht eine ganz geringe abstoßende Wirkung ausübt, wie es mir fast schien, habe ich nicht näher zu entscheiden versucht. Immerhin muß nach obigen Erfahrungen als möglich erscheinen, daß nähere Prüfung noch andere Stoffe kennen lehrt, welche eine spezifische abstoßende Reizwirkung auf die Samenfäden der Farne ausüben.“ In der Tat konnte ich bei den *Isoetes*-Samenfäden diese letztere Vermutung Pfeffers in weitem Umfang bestätigen.

Die Versuche wurden, wie die vorhergehenden, mit den Kapillaren angestellt, welche jeweils eine Mischung von $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat und einem Schwermetallsalze enthielten. Um eine etwaige Präzipitation der zugesetzten Metalle zu vermeiden, kam bei diesen Versuchen stets destilliertes Wasser als Lösungsmittel und Außenmedium zur Anwendung. In der nächsten und allen nachfolgenden Tabellen ist die jeweilige Intensität der Repulsivwirkung mit folgenden Buchstaben bezeichnet:

RR Repulsion überwiegt stark; die Samenfäden prallen schon in einiger Entfernung vom Kapillarmund zurück.

R Die Samenfäden bilden ein dichtes Getümmel eben am Kapillarmund, wo sich Anziehung und Abstoßung das Gleichgewicht halten. Später dringen einzelne tiefer in die Kapillare ein.

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 388.

RA Schwache Repulsion findet statt; ein Getümmel der Samenfäden entwickelt sich vorübergehend am Kapillarmund, und zahlreiche Samenfäden geraten dann in die Kapillare.

A Promptes Einschwärmen. Repulsion ist nicht mehr wahrnehmbar.

Tabelle VI.

Stoff[1])		Konzentration d. Kapillarflüssigkeit in Mol		
		RR	R	RA—A
Silbernitrat	$AgNO_3$	1/10 000	1/100 000	1/1 000 000
Quecksilbernitrat	$Hg(NO_3)_2$	1/20 000	1/50 000	1/100 000
Quecksilberchlorid	$HgCl_2$	1/5000	1/10 000	1/50 000—1/100 000
Kupfersulfat	$CuSO_4$	1/1000	1/2000	1/5000—1/10 000
Kupferacetat	$Cu(CH_3 \cdot COO)_2$	1/1000	1/2000	1/5000—1/10 000
Zinksulfat	$ZnSO_4$	1/100	1/500	1/1000—1/2000
Nickelsulfat	$NiSO_4$	1/100	1/200	1/500—1/1000
Kobaltchlorid	$CoCl_2$	1/100	1/200	1/500—1/1000
Eisenoxydulsulfat	$FeSO_4$	1/100	1/200	1/500—1/1000
Mangansulfat	$MnSO_4$	1/100	1/200	1/500—1/1000

Aus diesen Resultaten geht sicher hervor, daß **die Lösungen der verschiedenen Metallsalze öfters schon in sehr großen Verdünnungen eine ausgesprochen negativ chemotaktische Reizwirkung auf die Samenfäden ausüben.** Es kann uns indes nicht überraschen, daß zuweilen einzelne Individuen, die anscheinend der spezifischen Empfindlichkeit entbehren, ohne weiteres in sonst stark repulsiv wirkende Lösungen (zB. 1/10 000 Mol $AgNO_3$, 1/5000 Mol $HgCl_2$ usw.) hineineilen.

Da die Metallsalze in den angewandten, niedrigen Konzentrationen weitgehend dissoziiert sind, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die beobachtete Repulsionserscheinung ganz und gar auf die **Reizwirkung der Metall-Ionen** zurückzuführen ist[2]). Danach

1) In den Formeln wurde das Kristallisationswasser weggelassen.

2) Die Anionen sind in diesen niedrigen Konzentrationen von gar keiner Bedeutung beim Zustandekommen der Repulsivwirkung (vgl. unten Kap. VII). Ferner kommen auch die H-Ionen, die oft in sehr geringer Menge in Schwermetallsalzlösungen auftreten, hierbei nicht in Betracht.

wirkt das Silber-Ion am stärksten abstoßend, und daran schließen sich in der Reihenfolge der Wirksamkeit die Quecksilber-, Kupfer- und Zink-Ionen. Co-, Ni-, Fe- und Mn-Ionen wirken in noch schwächerem, aber untereinander gleichem Grade. — Weiterhin erscheint die Tatsache sehr interessant, daß die wenig dissoziierenden, komplexen Ionen eine minder starke Repulsion bewirken.

Tabelle VII.

Stoff	Konzentration d. Kapillarflüssigkeit in Mol		
	RR	R	RA—A
Kaliumsilbercyanid $KAg(CN)_2$	$^1/_{200}$	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$—$^1/_{2000}$
Ferrocyankalium $K_4Fe(CN)_6$	$^1/_{50}$	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$—$^1/_{500}$
$CuSO_4 + C_{12}H_{22}O_{11} + 3\ KOH$	$^1/_{200}$	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$—$^1/_{2000}$

Der Unterschied der Wirksamkeit zwischen Silbernitrat und Kaliumsilbercyanid ist auffallend genug, um uns davon zu überzeugen, daß die Reizwirkung hierbei hauptsächlich den freien Metallionen zufällt. Soweit ich unterrichtet bin, scheint solch eine tropistische Reizwirkung der Schwermetall-Ionen noch nicht in anderen Fällen festgestellt worden zu sein, ausgenommen durch die Beobachtung Garreys, daß einige Schwermetallsalze in der Konzentration von $^1/_{1000}$ Mol auf das Infusor *Chilomonas* negativ chemotaktisch wirken[1]).

Anderseits liegen genügende Beweise dafür vor, daß auch die Giftigkeit der Schwermetallsalze für die Organismen von der Wirkung der Metall-Ionen abhängt. Ich habe keine Veranlassung, an dieser Stelle auf die zahlreich vorliegenden Angaben über die Giftwirkung der Schwermetallsalze einzugehen. Es sei nur daran erinnert, daß sich die verschiedenen Organismen gegen ein bestimmtes Metall oft in weitem Umfang verschieden verhalten. Im allgemeinen sind aber Silber und Quecksilber die stärksten Schwermetallgifte. So sterben auch die Samenfäden alsbald in der Kapillarflüssigkeit mit $^1/_{100000}$—$^1/_{1000000}$ Mol $AgNO_3$ oder $^1/_{10000}$ Mol $HgCl_2$. Es ist sehr beachtenswert, daß die verschiedenen

1) Garrey, Americ. Journ. Physiol., Bd. 3, p. 306. Nach einer inzwischen erschienenen Arbeit von Th. Frank (Cultur und chemische Reizerscheinungen von *Chlamydomonas tingens*. Botan. Zeitung 1904, I. Abt., p. 183) wirkt 0,1—0,5% $CuSO_4$ auf *Euglena gracilis* merklich abstoßend.

Metalle die Samenfäden zum Fliehen reizen, ungefähr in dem Maße, als sie giftig wirken. Nach meiner Beobachtung scheint aber die absolute Reizschwelle für einzelne Schwermetalle schon durch eine nicht mehr sofort tödlich wirkende Konzentration erreicht zu sein.

Die negative Chemotaxis der Samenfäden gegen die Schwermetall-Ionen hängt von der Ausbildung der besonderen Perzeptionsfähigkeit für diese ab. Die Samenfäden sind mit keiner allgemeinen Reaktionsfähigkeit ausgerüstet, die sie alle giftig wirkenden Medien fliehen ließe[1]). Denn es schwärmen die Samenfäden präzis in die Kapillarflüssigkeiten ein, welche neben dem anziehend wirkenden Natriummalat gewisse giftige Stoffe enthalten. Ich konnte gar keine Repulsionserscheinung bei den Versuchen wahrnehmen, bei welchen die Kapillarflüssigkeit jedesmal neben $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat eine der folgenden Substanzen enthielt:

Stoff	Angewandte Konzentration in Mol		
Formaldehyd	1,	$^1/_{10}$,	$^1/_{100}$.
Phenol	1,	$^1/_2$,	$^1/_{10}$.
Gallussäure	$^1/_{10}$,	$^1/_2$.	
Hydrochinon, Pyrogallol	$^1/_2$.		
Guajakol	$^1/_5$.		
Kampfer, Thymol und Naphtol, Anilin, Diphenylamin . .	gesättigte Lösung.		

Bei einigen der obigen Experimente (zB. denen mit 1 Mol Formaldehyd und Phenol) konnten zwar die heranschwärmenden Samenfäden nicht mehr in die Kapillare gelangen, weil sie schon an deren Mündung durch die hinausdiffundierende Giftlösung bald getötet wurden. Bei allen sonstigen Versuchen dringen die Samenfäden ohne Anstand in die Kapillare ein und sterben dort je nach dem Grade der Vergiftung momentan oder nach kurzer Zeit ab. Jedoch habe ich bei den Versuchen mit den folgenden Lösungen eine mehr oder minder deutliche Repulsion beobachtet. Die kritischen Konzentrationen sind folgende:

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2, p. 801.

Tabelle VIII.

Stoff	Die Kapillarflüssigkeit enthält neben $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat Mol		
	RR	R	RA—A
Salzsaures Morphin	$^1/_{10}$	$^1/_{20}$	$^1/_{100}$
Salpetersaures Strychnin	—	$^1/_{50}$	$^1/_{100}$—$^1/_{200}$
Schwefelsaures Chinin	—	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$
Koffeïn	$^1/_{10}$	$^1/_{20}$	$^1/_{50}$
Antipyrin	$^1/_{10}$	$^1/_{20}$	$^1/_{50}$

Man kann stets beobachten, daß bei Anwendung der in obigem mit R bezeichneten Lösungen sich ein Getümmel der Samenfäden dicht am Kapillarmund entwickelt. So fanden zB. bei einem Versuch mit $^1/_{50}$ Mol salpetersaurem Strychnin nur sechs Stück Samenfäden schließlich ihren Weg in die Kapillare, während in der gleichen Zeit mehr als 60 Stück in der $^1/_{100}$ Mol Lösung einschwärmten. Die chemotaktisch wirksamen Agentien in den obigen Lösungen sind aber meines Erachtens nicht die Moleküle der angewandten Substanzen selbst, sondern sehr wahrscheinlich die von diesen abdissoziierten H- oder OH-Ionen.

Was die relative Giftigkeit der drei untersuchten Alkaloidsalze für die Samenfäden anlangt, so ist schwefelsaures Chinin den zwei anderen weitaus überlegen; eine $^1/_{200}$ Mol Lösung des Chinins wirkt sehr schnell auf die Samenfäden tödlich, während letztere in einer $^1/_{100}$ Mol Lösung des Morphins oder Strychnins wenigstens 5 Min. resp. 2 Min. lang lebendig bleiben. Koffeïn und Antipyrin wirken verhältnismäßig schwach toxisch; in einer $^1/_{20}$ Mol Lösung blieben die Samenfäden mehrere Minuten lang beweglich.

VII. Die repulsive Wirkung der Alkali- und Erdalkalisalze. Das Verhalten der osmotisch wirksamen Stoffe.

Die repulsive Wirkung konzentrierter Lösungen von Neutralsalzen, Zucker und anderen Verbindungen ist schon lange bekannt. So hat Pfeffer[1]) diese Erscheinung bei Farnspermato-

1) Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 386; Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Daselbst Bd. 2, p. 626.

zoiden und mehreren Bakterien und Stahl[1]) bei Myxomyceten-Plasmodien nachgewiesen. Man war eine Zeitlang im Zweifel geblieben, ob die chemische Qualität oder die physikalische (osmotische) Leistung der Lösungen diese repulsive Wirkung bedingen. Die Arbeiten von Massart[2]) haben indes genaue Aufklärung in dieser Frage gebracht. Er fand nämlich bei den Versuchen mit zwei Bakterienarten, *Spirillum undula* und *Bacillus megatherium*, daß die isosmotischen Lösungen mehrerer organischer und anorganischer Verbindungen eine gleich starke Abstoßung bewirkten. Diese also durch die osmotische Leistung des Stoffes veranlaßte Reizreaktion war seitdem als Tonotaxis oder Osmotaxis bekannt[3]). Man findet aber bei der näheren Beschäftigung mit der Frage, daß es nicht immer leicht ist, Osmotaxis und Chemotaxis streng auseinanderzuhalten. Ich habe zunächst eine Reihe von Versuchen über die Wirkungen der konzentrierten Lösungen der Alkali- und Erdalkalisalze angestellt. Die Methode zur Beurteilung der Repulsivwirkung ist dieselbe wie die in den vorigen Kapiteln vielfach benutzte. Da alle hier in Betracht kommenden Substanzen an sich selbst nicht anziehend wirken, so muß wie immer $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat als das anlockende Mittel den Kapillarflüssigkeiten beigegeben werden. In der p. 590 folgenden Tabelle sind die Ergebnisse der Versuche wie bei den vorhergehenden mit den Buchstaben R, RA und A bezeichnet; (R) und (A) bedeuten nebenbei das Bestehen einer sehr schwachen Repulsion resp. Attraktion.

Bei der Diskussion der erhaltenen Resultate kann man zunächst von den letzten vier, mit * bezeichneten Salzen absehen. Weil die Lösungen dieser Verbindungen wegen der eintretenden Hydrolyse eine gewisse Menge von OH-Ionen enthalten, so muß natürlich die dort beobachtete, ansehnlichere Repulsivwirkung teilweise diesen Ionen zufallen.

Schon ein flüchtiger Überblick der umstehenden Tabelle läßt uns erkennen, daß die Repulsivwirkung verschiedener neutraler Salze nicht immer ihrer osmotischen Leistung proportional ist. So wirken zB. $^1/_{10}$ Mol Lösungen von Kalium-, Natrium- und Ammoniumsulfat deutlich stärker als die isosmotischen

1) Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung 1884, p. 166.

2) Massart, Archives d. Biologie, t. 9, p. 515.

3) Vgl. Rothert, Flora Bd. 88, p. 406.

Tabelle IX.

Stoff[1]		Isosmotisch. Koeffizient	Konzentration der Kapillarflüssigkeit in Mol									
			$^{2}/_{10}$	$^{1,5}/_{10}$	$^{1,25}/_{10}$	$^{1}/_{10}$	$^{0,75}/_{10}$	$^{0,5}/_{10}$	$^{0,25}/_{10}$	$^{0,1}/_{10}$	$^{0,05}/_{10}$	$^{0,02}/_{10}$
Kaliumchlorid	KCl	3	R(A)	RA	(R)A	A						
Natriumchlorid	$NaCl$	3	R(A)	RA	(R)A	A						
Ammoniumchlorid	NH_4Cl	3	R(A)	RA	(R)A	A						
Kaliumchlorat	$KClO_3$	3				R	RA	(R)A	A			
Kaliumbromid	KBr	3		R	RA	(R)A	A					
Kaliumjodid	KJ	3				R	RA	(R)A	A			
Bariumchlorid	$BaCl_2$	4					R	RA	(R)A	A		
Calciumchlorid	$CaCl_2$	4				R	RA	(R)A	A			
Magnesiumchlorid	$MgCl_2$	4					R	RA	(R)A	A		
Kaliumsulfat	K_2SO_4	4				R	RA	(R)A	A			
Natriumsulfat	Na_2SO_4	4				R	RA	(R)A	A			
Ammoniumsulfat	$(NH_4)_2SO_4$	4				R	RA	(R)A	A			
Natriumthiosulfat	$Na_2S_2O_3$	4				R	RA	(R)A	A			
Magnesiumsulfat	$MgSO_4$	2				R	RA	(R)A	A			
Kaliumnitrat	KNO_3	3		R	RA	(R)A	A					
Natriumnitrat	$NaNO_3$	3		R	RA	(R)A	A					
Ammoniumnitrat	NH_4NO_3	3		R	RA	(R)A	A					
Lithiumnitrat	$LiNO_3$	3				R	RA	(R)A	A			
Strontiumnitrat	$Sr(NO_3)_2$	4				R	RA	(R)A	A			
*Dikaliumphosphat	K_2HPO_4	4								R	RA	(R)A
*Kaliumarsenat	K_3AsO_4										R	RA
*Kaliumcyanid	KCn										R	RA
*Natriumfluorid	NaF								R	RA	(R)A	A

Lösungen der Nitrate und besonders der Chloride dieser Alkalimetalle. Übrigens ist die Wirksamkeit der Kalisalze immer etwas größer als die der entsprechenden Natrium- oder Ammoniumverbindungen, obwohl diese Verhältnisse nicht mehr in obiger Tabelle zum Ausdruck kommen. Die Abweichung der gefundenen kritischen Konzentrationen von den isosmotischen Werten tritt noch deutlicher hervor, wenn man einige andere Fälle in Betracht zieht. Am auffallendsten ist das Verhalten von $KClO_3$, $MgSO_4$ und $LiNO_3$; diese drei Salze bewirken doppelt so starke Abstoßung, als man wohl von deren osmotischen Leistung erwarten könnte. Ferner verhalten sich die drei Halogenide des Kaliums, nämlich KCl, KBr und KI, in ihrer Repulsivwirkung zueinander

1) In den Formeln wurde das Kristallisationswasser weggelassen.

beinahe wie 2 : 3 : 4. Früher hat auch Garrey[1]) bei diesen drei Salzen eine ähnliche Abstufung der Repulsivwirkung auf das Infusor *Chilomonas* beobachtet.

In allen diesen Fällen scheint es kaum fraglich, daß die spezifische, d. h. chemotaktische Eigenschaft der Kationen oder Anionen der betreffenden Salze die beobachtete Verschiedenheit der Repulsivwirkung bedingt. Von der negativ chemotaktischen Reizwirkung der Kationen auf die Samenfäden haben wir übrigens schon bei den Schwermetallen mehrere prägnante Beispiele kennen gelernt. Daß auch die Anionen in solchen relativ hohen Konzentrationen nicht ohne Einfluß bleiben, geht aus dem eben besprochenen Verhalten der Ionen ClO_3, Cl, Br, I usw. bestimmt hervor. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die ungemein starke Repulsivwirkung des Natriumnitrits, die wahrscheinlich auf der Reizwirkung des Anions NO_2 beruht; ich fand nämlich bei diesem Salze folgende kritische molare Konzentrationen: $^1/_{200}$ (RR), $^1/_{500}$ (R), $^1/_{1000}$ (RA) und $^1/_{2000}$ (A)[2]).

Weiterhin geht aus obiger Tabelle hervor, daß sich eine gewisse Repulsion schon bei $^1/_{10}$ Mol KNO_3, $^{0,5}/_{10}$ Mol K_2SO_4, $^{1,25}/_{10}$ Mol KCl usw. bemerkbar macht. Die Repulsivwirkung solcher verhältnismäßig verdünnter Lösungen tritt noch deutlicher hervor, wenn diesen Kapillarflüssigkeiten eine geringere Menge von dem anziehend wirkenden Malat ($^1/_{10000}$ Mol) zugesetzt ist[3]). Anderseits haben wir Grund, anzunehmen, daß der osmotische Druck des Samenfadenkörpers beinahe dem der $^3/_{10}$ Mol Rohrzuckerlösung (= $^2/_{10}$ Mol KNO_3) gleichkommt. Daraus ergibt sich, daß die verschiedenen organischen Salze schon in den hypoplasmolytischen Konzentrationen abstoßend auf die Samenfäden wirken[4]).

---

1) Garrey, Americ. Journ. Physiol. Bd. 3, p. 302. Immerhin hat auch Massart (a. a. O., p. 530) darauf hingewiesen, daß $Ca(NO_3)_2$, KCN, K_2CO_3 und Kaliumoxalat, vermöge ihrer chemischen Qualität, in sehr schwachen Konzentrationen auf die osmotaktisch reizbaren Bakterien abstoßend wirken.

2) Die $^1/_{1000}$ Mol $NaNO_2$-Lösung wirkt sehr schnell tödlich auf die Samenfäden.

3) Pfeffer (a. a. O., Bd. 1, p. 386) hat auch bei den Farnspermatozoiden eine ähnliche Beobachtung gemacht. Er sagte: „Neben 0,003% Äpfelsäure genügte schon 1% Salpeter, um ansehnliche Abstoßung zu erzielen.“ Der osmotische Druck des Farnsamenfadenkörpers ist indes nach Buller gleich $^2/_{10}$ Mol (ca. 2%) KNO_3.

4) Nach Massart soll *Spirillum undula* durch eine $^1/_{20}$ Mol NaCl-Lösung osmotaktisch gereizt werden, während eine 4 mal konzentriertere Lösung noch nicht die Plasmolyse des Bakterienkörpers bewirkt.

Um die chemotaktische Wirkung der genannten Ionen auszuschließen, wurde eine weitere Versuchsreihe mit Nichtleitern angestellt. Die Kapillaren wurden mit den in folgender Tabelle angeführten Lösungen gefüllt, die daneben jedesmal $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat enthielten.

Tabelle X.

Stoff	Molekulargewicht	Angewandte Konzentrationen in Mol
Methylalkohol	32	1, 5.
Äthylalkohol	46	$^1/_{10}$, 1, 5.
Glyzerin	92	$^1/_2$, 1.
Mannit	182	$^1/_5$, $^1/_2$, 1.
Äther	74	Gesättigte Lösung.
Aceton	58	1, 5.
Chloralhydrat	165,5	$^1/_{10}$, $^1/_2$, 1.
Dextrose	180	$^1/_4$, $^1/_2$, 1.
Lävulose	180	$^1/_2$, 1.
Galaktose	180	$^1/_2$, 1.
Maltose	342	$^1/_4$, $^1/_2$.
Saccharose	342	$^1/_4$, $^3/_{10}$, $^1/_2$, 1.
Raffinose	594	$^1/_2$.
Harnstoff	60	$^1/_4$, $^1/_2$, 1.
Urethan	89	$^1/_2$.
Cyanguanidin	84	$^1/_{10}$, $^1/_2$.
Acetamid	59	$^1/_5$, $^1/_1$, 1.
Benzamid	121	$^1/_5$.
Succinimid	99	$^1/_{10}$, $^1/_2$.
Glykokoll	75	$^1/_4$, $^1/_2$, 1.
Alanin	89	$^1/_{10}$, $^1/_5$, $^1/_2$, 1.
Asparagin	132	Gesättigte Lösung.

Bei allen diesen Versuchen wurde zu meiner Überraschung gar keine Spur einer Repulsionserscheinung wahrgenommen. Die Samenfäden steuerten unter der Reizwirkung der Äpfelsäure nach der Mündung der Kapillare und schwärmten immer ohne Anstand in diese ein, auch wenn sie mit so hoch konzentrierten Lösungen, wie zB. 1 Mol Glyzerin, Rohrzucker usw. gefüllt waren. Auch bei einem geringeren Gehalt an anziehend wirkender Äpfelsäure ($^1/_{10000}$ Mol) übten die Versuchslösungen gar keine Abstoßung auf die Samenfäden aus[1]). Das hierbei beobachtete Ausbleiben der Repulsiv-

1) Eine schwache Repulsion, die durch die konzentriertere Lösung des Alanins veranlaßt wird, beruht ohne Zweifel auf der Azidität der Lösung (H-Ionen), da dieselbe

wirkung kann man dadurch erklären, daß entweder die *Isoetes*-Samenfäden überhaupt einer osmotaktischen Reizbarkeit entbehren, oder daß die Plasmahaut der Samenfadenkörper für die sämtlichen angeführten Stoffe sehr leicht permeabel ist, so daß in deren Lösungen die Wasserentziehung aus dem Samenfadenkörper, welche die unerläßliche Bedingung für die osmotaktische Reizung ist, niemals zustande kommt. Es ist ja bereits bekannt, daß das leicht in das Plasma eindringende Glyzerin in der Tat gar keine Abstoßung auf die osmotaktisch reizbaren Bakterien ausübt. Dagegen kann man wohl dann auf den Mangel der osmotaktischen Reizbarkeit schließen, wenn „die Organismen auch in Lösungen von so hohem osmotischen Druck hineingehen, daß sie in denselben sofort plasmolytisch schrumpfen und infolge der Wasserentziehung zur Ruhe kommen“[1]). Das letztere ist zB. der Fall bei *Bacterium termo*[2]), einer *Spirillum*-Art, *Trepomonas agilis, Polytoma uvella* und anderen Flagellaten[3]).

Bei den membranlosen Samenfadenkörpern kann freilich nur die völlige Sistierung der Bewegungstätigkeit (d. h. der Ortsänderung und Cilienschwingung) als das sichere Zeichen der eintretenden Plasmolyse angesehen werden. Mit Hilfe dieser plasmolytischen Methode habe ich zunächst die Permeabilitätsverhältnisse der Samenfadenkörper für die obengenannten Stoffe näher studiert. Diese kann man in folgende drei Gruppen einteilen:

Zur ersten Gruppe gehören Methylalkohol, Äthylalkohol, Äther, Aceton und Urethan, welche alle sehr leicht, ja fast momentan in die Samenfadenkörper eindringen, sodaß die völlige Sistierung der Bewegung niemals eintritt; die Cilienbewegung der Samenfäden dauert selbst in 5 Mol Lösung von Alkohol und Aceton gewöhnlich 1—2 Min. lang an, ja, so lange als sie lebendig bleiben.

Die zweite Gruppe umfaßt diejenigen Stoffe, welche in die Plasmakörper der Samenfäden keineswegs momentan, sondern langsam eindringen. Hierher gehören: Glyzerin, Mannit, Dextrose,

---

nach vorsichtiger Neutralisation mit NaOH nicht mehr abstoßend wirkt. Die Bewegung der Samenfäden wird in keiner Weise durch die Wasserströmung beeinflußt, welche oft an der Mündung der Kapillare entsteht. Die $^1/_2$ Mol oder noch stärkeren Lösungen der anorganischen Salze (KNO_3, $NaCl$, $MgCl_2$ usw.) wirken freilich sehr stark abstoßend auf die Samenfäden.

1) Rothert, Flora, Bd. 88, p. 409.

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 2, p. 626.

3) Rothert, a. a. O., p. 409.

Lävulose, Galaktose, Harnstoff, Acetamid, Benzamid und Cyanguanidin. Sobald die Samenfäden in genügend konzentrierte Lösungen der genannten Stoffe (z. B. 1/2 Mol Glykose) gelangen, stellen sie ihre Beweglichkeit vollständig ein. Sie dringen, nach Maßgabe der Konzentration der Lösungen, eine kurze oder weite Strecke in die Kapillare ein und kommen dort wie erstarrt zur Ruhe. Nach einem kurzen Zeitintervall wird aber zuerst die Cilienschwingung und dann die Körperbewegung bei den still liegenden Samenfäden wieder hergestellt; die Spermatozoiden schwimmen nunmehr in den hoch konzentrierten Kapillarflüssigkeiten sehr lebhaft umher. Die Zeitdauer der völligen Sistierung der Bewegungstätigkeit in verschiedenen Lösungen beträgt durchschnittlich:

Glyzerin	1 Mol	. . .	1—1/2 Min.
Mannit	1/5 „	. . .	0 „
	1/2 „	. . .	(—) 5/6 „
	1 „	. . .	1 „
Hexosen	1/4 „	. . .	0 „
	1/2 „	. . .	1/2—5/6 „
	1 „	. . .	1 1/2—2 „
Harnstoff	1/2 „	. . .	1/2 „
	1 „	. . .	1 „
Cyanguanidin	1/2 „	. . .	1 „

Die hier angeführten Tatsachen weisen darauf hin, daß die genannten Substanzen langsamer in den Plasmakörper der Samenfäden hineingelangen, sodaß die letzteren zeitweilig vollständig plasmolysiert werden.

In den Versuchen mit den konzentrierten Lösungen der zur dritten Gruppe gehörenden Substanzen, nämlich Saccharose, Maltose, Raffinose, Glykokoll, Alanin und Asparagin, konnte ich niemals einen solchen Rückgang der Plasmolyse wahrnehmen. Die Spermatozoiden stellen ihre Beweglichkeit für immer ein, nachdem sie eine gewisse Strecke in die mit diesen Lösungen gefüllte Kapillare eingedrungen sind. Daraus muß man schließen, daß die Plasmahaut des Samenfadenkörpers für die genannten Substanzen äußerst schwer oder gar nicht permeabel ist.

Nach einigen vorliegenden Angaben scheinen auch den Farnsamenfäden ähnliche Permeabilitätsverhältnisse zuzukommen. Nach Buller[1]) dringt Alkohol sehr schnell und Glyzerin etwas langsamer

1) Buller, Annals of Botany, Vol. 14, p. 574.

in den Plasmakörper der Farnsamenfäden ein, während Rohrzucker ebenso wie anorganische Salze eine dauernde Plasmolyse bewirken.

Die hier eruierten Permeabilitätsverhältnisse der Samenfadenkörper für verschiedene organische Verbindungen passen nicht ganz gut zu der bekannten Overtonschen Theorie[1]. Ich habe namentlich festgestellt, daß die Hexosen und der Mannit, die aber nicht lipoidlöslich sind, in gleichem Grade wie Harnstoff, Glyzerin usw. in den Plasmakörper der Samenfäden hineindiffundieren.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zum eigentlichen Thema zurück. Es ist nun ohne weiteres verständlich, daß die in den Plasmakörper momentan eindringenden Stoffe, also Alkohole, Äther und Aceton, gar keine Repulsivwirkung ausüben. Aber bei den untersuchten Biosen, Triosen und Aminosäuren, für welche die Plasmahaut des Samenfadenkörpers so gut wie gänzlich impermeabel ist, darf man freilich nicht mehr das Ausbleiben der osmotaktischen Reizbedingung annehmen. Dasselbe muß einigermaßen auch für die zu der oben erwähnten zweiten Gruppe gehörenden Stoffe gelten, weil die Spermatozoiden in deren Lösungen immer noch plasmolysiert werden. Deshalb kann man das unbehinderte Einschwärmen der Isoetes-Samenfäden in alle diese konzentrierten Lösungen nur durch die Annahme erklären, daß diesen Spermatozoiden die osmotaktische Reizbarkeit sehr wahrscheinlich nicht zukommt. Übrigens scheint die osmotaktische Empfindlichkeit der Samenfäden je nach den Pflanzengruppen in verschiedenem Grade ausgebildet zu sein; nach Pfeffer[2] werden die Farnsamenfäden schon durch eine 12%-Lösung des Rohrzuckers abgestoßen, während die Laubmoosspermatozoiden in eine 15%-Lösung ohne weiteres eindringen können. Für die ins Archegonium eindringenden Samenfäden scheint das Fehlen der negativen Osmotaxis nicht unzweckmäßig zu sein.

VIII. Die Repulsivwirkung der Anionen einiger organischer Säuren.

Wir haben im vorigen Kapitel die Wirkungen der neutralen Alkalisalze der organischen Säuren absichtlich beiseite gelassen. Es ist hier am Platze, darauf näher einzugehen. Wie schon gesagt, treten mit zunehmender Konzentration des neutralen äpfelsauren Salzes die Attraktion und Repulsion in Konflikt.

1) E. Overton, Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle. Vierteljahrsschrift d. naturf. Gesellsch. in Zürich, Bd. 44 (1899), p. 106.

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 432.

Die repulsive Wirkung läßt sich schon bei einer $^1/_{20}$ Mol Lösung von Natriummalat gut bemerken und ist bei $^1/_{10}$ Mol Gehalt der Kapillarflüssigkeit so ansehnlich, daß die Samenfäden bis auf einige wenige Individuen nicht mehr in diese eindringen. Pfeffer[1]) hat auch bei den Farnsamenfäden die Beobachtung gemacht, daß eine 10 %-Lösung von Natriummalat augenscheinlich stärker abstoßend wirkte als eine 15 %-Salpeterlösung (mit Zusatz von 0,5 % Natriummalat), obschon der osmotische Druck der letzteren bedeutend größer als der der ersteren ist. Es liegt also der Gedanke nahe, daß die Repulsion auf die spezifische chemotaktische Reizwirkung der Äpfelsäuresalze zurückzuführen ist. Um die Richtigkeit dieser Annahme näher zu prüfen, wurde folgende Versuchsreihe angestellt, wobei die neutralen Salze mehrerer anderer organischer Säuren auch in Betracht gezogen wurden. Die Ermittlung der kritischen, repulsiv wirkenden Konzentrationen wurde in schon mehrfach angegebener Weise ausgeführt.

Tabelle XI.

Stoff	Isosmotisch. Koeffizient	Die Kapillarflüssigkeit enthält neben $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat Mol								
		$^2/_{10}$	$^{1,5}/_{10}$	$^{1,25}/_{10}$	$^1/_{10}$	$^{0,75}/_{10}$	$^{0,5}/_{10}$	$^{0,2}/_{10}$	$^{0,1}/_{10}$	$^{0,05}/_{10}$
Ameisensaures Natrium .	3	R(A)	RA	(R)A	A					
Essigsaures Kalium. . . .	3		R	RA	(R)A	A				
Essigsaures Natrium . . .	3	R	RA	(R)A	A					
Buttersaures Natrium . .	3	R(A)	RA	(R)A	A					
Milchsaures Natrium . . .	3	R(A)	RA	(R)A	A					
Oxalsaures Kalium	4							R	RA	(R)A
Oxalsaures Ammonium . .	4							R	RA	(R)A
Bernsteinsaures Kalium .	4					R	RA	(R)A	A	
Bernsteinsaures Natrium .	4				R	RA	(R)A	A		
Äpfelsaures Kalium . . .	4					R	RA	(R)A	A	
Äpfelsaures Natrium . . .	4				R	RA	(R)A	A		
Weinsaures Kalium . . .	4						R	RA	(R)A	A
Weinsaures Natrium . . .	4					R	RA	(R)A	A	
Zitronensaures Natrium .	5						R	RA	(R)A	A
Malonsaures Natrium. . .	4					R	RA	(R)A	A	
Fumarsaures Kalium . . .	4					R	RA	(R)A	A	
Maleinsaures Kalium . . .	4							R	RA	(R)A
Oxaminsaures Kalium . .	4							R	RA	(R)A
Asparaginsaures Natrium .	4						R	RA	(R)A	A
Salizylsaures Natrium . .	3	R(A)	RA	(R)A	A					
Hippursaures Natrium . .	3	R(A)	RA	(R)A	A					

1) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst., Bd. 1, p. 386.

Hieraus ersieht man zunächst, daß die kritischen Konzentrationen für die Alkalisalze der monobasischen Säuren mit denen für die Alkalichloride zusammenfallen, was wenigstens darauf hinweist, daß die Anionen keinen namhaften Einfluß ausüben. Die sämtlichen untersuchten neutralen Salze der di- und tribasischen Säuren bewirken hingegen schon in viel niedrigeren Konzentrationen eine ansehnliche Repulsion der Samenfäden. Die wirksamsten unter ihnen sind besonders die Oxalsäuresalze, und daran schließen sich in der Reihenfolge die Salze der Maleinsäure, Weinsäure, Zitronensäure, Asparaginsäure und der übrigen zweibasischen Säuren, einschließlich Äpfelsäure. Es bedarf also keiner weiteren Begründung, daß die Repulsivwirkung der erwähnten Salze hauptsächlich von den Anionen (Säure-Ionen) ausgeht[1]. Es wurde schon hervorgehoben, daß die mit Äpfelsäure nahe verwandten dibasischen Säuren, d. h. Bernsteinsäure, Fumarsäure und Weinsäure, an sich selbst auf die Samenfäden anziehend wirken. Deshalb kann man bei den Versuchen mit den Neutralsalzen dieser Säuren auch wohl den Zusatz der Äpfelsäure zu der Kapillarflüssigkeiten unterlassen.

Die von mir untersuchten organischen Säuren lassen sich also nach den chemotaktischen Wirkungen der Anionen auf die Samenfäden in die folgenden drei Gruppen bringen.

I. Weder anlockend noch abstoßend wirken: die monobasischen Säuren aus der Fett- und aromatischen Reihe.

II. Nur abstoßend wirken: Oxalsäure, Oxaminsäure, Maleinsäure, Asparaginsäure und Zitronensäure.

III. Anlockend und zugleich, in höheren Konzentrationen, abstoßend wirken: Äpfelsäure, Bernsteinsäure, Fumarsäure und Weinsäure.

Aus dem Gesagten ist ersichtlich, daß die Reizreaktion der Samenfäden gegen die Anionen der Äpfelsäure und der verwandten Säuren in bestimmten Konzentrationen aus einer positiven in eine negative umschlägt. Oder mit anderen Worten, es gibt für jedes Säure-Anion eine optimale Konzentration in bezug auf die positive chemotaktische Reaktion der Samenfäden. Für die Anionen der Oxalsäure, Zitronensäure usw. kann diese optimale

---

1) Indes wirken die Kaliumsalze etwas stärker als die Natriumsalze, wie wir schon oben bei den anorganischen Salzen bemerkt haben.

Konzentration gleich Null sein, da sie in jeder Konzentration oberhalb der Reizschwelle immer nur abstoßend wirken.

Es frägt sich nun, in welcher Weise sich das Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße bei der negativ chemotaktischen Reizwirkung der Säure-Anionen gestaltet.

Tabelle XII.

	Die Kapillarflüssigkeit enthält neben $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat Mol	Die Außenflüssigkeit besitzt				
		$^1/_4$	$^1/_{10}$	$^1/_{20}$	$^1/_{30}$	$^1/_{40}$ fache
		Konzentration und enthält Mol				
Kaliumoxalat . . .	$^1/_{50}$	$^1/_{200}$	—	$^1/_{1000}$	—	—
Kaliumsuccinat . .	$^1/_{50}$	—	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$	—	—
Kaliumtartrat . .	$^1/_{10}$	—	—	$^1/_{200}$	$^1/_{300}$	$^1/_{400}$
Kaliumcitrat . . .	$^1/_{50}$	—	—	$^1/_{1000}$	—	—

In allen diesen Versuchen spielten sich die Repulsionserscheinungen in ganz derselben Weise ab, als ob das Außenmedium reines Wasser gewesen wäre. Die negativ chemotaktische Sensibilität der Samenfäden wird hierbei sehr wenig durch den schon wirksamen gleichartigen Reiz in Anspruch genommen. Die nähere Präzisierung der Unterschiedsschwelle mußte hier leider unterbleiben, weil bei Anwendung der konzentrierteren Außenflüssigkeiten das Leben der Samenfäden erheblich geschädigt wird.

Es sei mir erlaubt, die Veränderung der Samenfadenkörper in Salzlösungen mit einigen Worten zu besprechen. In einer $^1/_{1000}$ Mol oder noch mehr Natriummalat enthaltenden Kapillarflüssigkeit erleiden die Körper der Samenfäden oft schon nach einigen Minuten eine eigenartige Deformation. Sie verlieren zunächst ihren charakteristischen Glanz und quellen schließlich zu kugeligen oder unregelmäßig gestalteten, substanzarmen Blasen auf. Aber die Cilien werden dabei nicht in gleicher Weise affiziert, und ihre Schwingung hält bei stark aufgequollenen Samenfäden noch etwas länger an. Eine ähnliche Deformation der Samenfadenkörper trat auch noch in allen untersuchten Salzlösungen, welche die einwertigen Kationen, d. h. K, Na, NH_4 und Li, enthielten, ausnahmslos ein. Dagegen übten die zwei- und mehrwertigen Kationen keine solche aufquellende Wirkung auf die Samenfadenkörper aus,

und in den Lösungen mit diesen Ionen behielten die Samenfäden sehr lange ihre Körperform, bis sie schließlich in Körnchen zerfielen. Es würde zu weit führen, auf die Ursache dieser eigenartigen Ionenwirkungen näher einzugehen. Unverkennbar ist aber eine gewisse Ähnlichkeit dieser Erscheinung mit der bekannten Loebschen Beobachtung über die Giftwirkung der einwertigen Kationen auf die Fundulus-Eier[1]). Es sei noch daran erinnert, daß die Samenfäden in einer $^1/_{1000}$ Mol Natriummalatlösung, welcher noch $^1/_{1000}$ Mol $NiSO_4$, $FeSO_4$ oder $CoCl_2$ beigegeben war, etwa doppelt so lang beweglich blieben, als in derselben Lösung ohne solchen Zusatz.

IX. Über die Wirkung der Narcotica auf die Chemotaxis der Samenfäden.

Eine methodische Untersuchung über die Wirkung der Narcotica, insbesondere des Äthers und Chloroforms, auf die Reizbewegung einiger Mikroorganismen wurde erst neuerdings von Rothert[2]) angestellt. Dieser Autor ging von dem Gedanken aus, daß sich das Empfindungsvermögen für verschiedene äußere Reize durch Narcotica eher sistieren lassen werde, als andere Lebensfunktionen, zumal die Bewegung. Bei gewissen Versuchsobjekten fand Rothert diese Vermutung bestätigt, aber nicht bei anderen. So konnte er bei *Bacterium termo*, *Spirillum*-Arten, *Bacillus Solmsii* und *Amylobacter* (Chemotaxis, Aerotaxis und Osmotaxis) und ferner bei *Gonium* und *Pandorina* (Phototaxis) durch Äther und Chloroform vollständige Anästhese erzielen. Dagegen konnte er bei *Trepomonas*, *Saprolegnia*-Schwärmern und *Chlamydomonas* nicht entscheiden, ob dabei die Empfindlichkeit aufgehoben wird oder nicht, weil bei diesen Mikroorganismen durch die Narcotica vorher die Bewegungstätigkeit und somit das Mittel zur Ausführung der Reaktion verloren geht. Es dürfte sich deshalb der Mühe lohnen, die Wirkung der narkotischen Mittel auf die chemotaktische Reizbewegung der Samenfäden einem näheren Studium zu unterziehen.

---

1) J. Loeb, Pflügers Archiv f. ges. Physiologie, Bd. 88 (1901), p. 68. Neuerdings hat R. S. Lilie (The relation of ions to ciliary movement. Americ. Journ. Physiol. Vol. X, p. 419) nachgewiesen, daß die einwertigen Kationen auf die Flimmern von *Arenicola* verflüssigend, und ferner, daß die zweiwertigen Kationen dabei entgiftend wirken.

2) W. Rothert, Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIX (1903), p. 1.

Die Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt: Die Lösungen der Narcotica wurden als das Außenmedium benutzt, in welches die Samenfäden aus den Mikroprothallien herausschwärmen mußten. Als das Kriterium für die eingetretene Anästhese galt dann der vollkommene Indifferentismus der Samenfäden gegen die zugeschobene Kapillare, welche eine $^1/_{100}$ oder $^1/_{1000}$ Mol Lösung von äpfelsaurem Natron enthielt. Die Dosierung des Äthers und Chloroforms geschah nach Rothert[1]) durch das Verdünnen der gesättigten wässerigen Lösungen beider Substanzen (AW resp. CW). Alle benutzten narkotischen Substanzen wirkten, wie die Versuche lehrten, auf die Samenfäden weder anlockend noch abstoßend.

Versuch 1. Äther (Kapillarflüssigkeit: $^1/_{100}$ Mol Natriummalat).

5 % AW.	Beweglichkeit normal. Promptes Einschwärmen in die Kapillare.
10 % AW.	Normal beweglich. Präzise Reaktion.
20 % AW.	Bewegung etwas verlangsamt. Reaktion fast nicht bemerklich. Das Deckglas 2 Min. lang gelüftet und wieder aufgelegt: reichliches Einschwärmen in die Kapillare.
25 % AW.	Bewegung sehr langsam. Reaktion nicht bemerklich.
30 % AW.	Ortsbewegung völlig aufgehoben.

Versuch 2. Chloroform (Kapillarflüssigkeit: $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat).

5 % CW.	Bewegung etwas verlangsamt. Zahlreiche Samenfäden gehen am Kapillarmund ganz indifferent vorbei.
10 % CW.	Nicht mehr beweglich.

Versuch 3. Chloralhydrat (ebenso).

$^1/_{100}$ Mol.	Beweglichkeit normal. Reaktion deutlich vorhanden.
$^1/_{20}$ Mol.	Gut beweglich. Gar keine Reaktion bemerkbar; die Samenfäden schießen ziellos umher.

Versuch 4. Benzamid (ebenso).

$^1/_{20}$ Mol.	Normal beweglich. Deutliche Reaktion.
$^1/_{10}$ Mol.	Gut beweglich. Keine Reaktion bemerkbar.

1) Rothert, a. a. O., p. 8.

Versuch 5. Urethan (ebenso).

1/100 Mol.	Deutliche Reaktion.
1/20 Mol.	Beweglichkeit normal. Reaktion etwas abgeschwächt.
1/10 Mol.	Ebenso. Jedoch mehrere Individuen in die Kapillare gelockt.

Versuch 6. Methylakohol (ebenso).

1 Mol.	Gut beweglich. Reaktion deutlich.
2 Mol.	Bewegung verlangsamt. Reaktion noch bemerklich.

Versuch 7. Äthylalkohol (ebenso).

1/10 Mol.	Beweglichkeit normal. Reaktion deutlich.
1/2 Mol.	Gut beweglich. Reaktion vorhanden.
1 Mol.	Bewegung stark gehemmt. Reaktion noch wahrnehmbar.

Hieraus ersieht man, daß vollständige Anästhese der Samenfäden in der Tat durch 20% AW, 5% CW, 1/20 Mol Chloralhydrat und 1/10 Mol Benzamid erzielt wird, während unter der Einwirkung des Urethans und der Alkohole die Samenfäden ihre Sensibilität für Äpfelsäure bewahren, so lange sie noch beweglich bleiben. Rothert hat schon nachgewiesen, daß die Empfänglichkeit verschiedener Organismen für die Anästhese spezifisch ungleich ist. In dieser Hinsicht gehören die *Isoetes*-Samenfäden zu den empfindlichsten Lebewesen, die bis jetzt bekannt sind, weil sie schon durch 5% CW durchweg anästhesiert werden, wie es bei *Termo* III von Rothert der Fall ist[1]).

Man darf indes nicht außer acht lassen, daß, was man hier unter Anästhese versteht, doch immer nichts anderes ist, als die Sistierung der Reizreaktion bei den normal beweglichen Organismen. Wir wissen ja noch gar nicht, ob und wie der unmittelbare Perzeptionsakt oder die inneren, Reiz und Reaktion verkettenden Vorgänge durch Narcotica affiziert werden. Es sei nur daran erinnert, daß unter der Einwirkung der narkotischen Mittel z. B. Chemotaxis und Phototaxis, welche doch auf voneinander ganz verschiedenen Perzeptionsvorgängen beruhen, in gleicher Weise aufgehoben werden können.

1) Rothert, a. a. O., p. 55. Auch im Verhältnis der gleichwertigen Konzentration von Äther und Chloroform stehen die Samenfäden dem genannten Spaltpilze sehr nahe, wo 15% AW und 5% CW gleich stark anästhesierend wirkten.

Ich habe weiterhin gefunden, daß der Gehalt des Außenmediums an einer bestimmten Menge von Elektrolyten die Änderung der chemotaktischen Reizstimmung der Samenfäden, d. h. die Verschiebung der Reizschwelle der Äpfelsäure, verursacht.

Wird eine Elektrolytlösung, z. B. $^1/_{100}$ Mol KNO_3, als die Aufenthaltsflüssigkeit der Samenfäden benutzt, so können die letzteren nicht mehr auf die zugeschobene Kapillare reagieren, welche mit der $^1/_{20000}$—$^1/_{10000}$ Mol Natriummalatlösung gefüllt ist; die Reizschwelle wird dabei erst durch eine $^1/_{2000}$ Mol-Lösung erzielt. Dasselbe Resultat ergaben auch die Versuche mit einer der folgenden Lösungen als Außenmedium[1]):

$^1/_{100}$ Mol. KCl, $NaCl$, $MgSO_4$, NH_4NO_3, $NaCH_3COO$.
$^1/_{200}$ Mol. K_2SO_4.
$^1/_{1000}$ Mol. HCl.
$^1/_{2000}$ Mol. H_2SO_4.

Hingegen konnten die Nichtleiter in keinem Falle eine derartige Verschiebung der Reizschwelle bewirken.

Fernere Untersuchungen müssen uns lehren, ob vielleicht noch andere äußere Einflüsse gleichfalls die chemotaktische Empfindlichkeit der Samenfäden herabdrücken. Wenigstens hat Voegler[2]) beobachtet, daß bei den Farnsamenfäden (*Dicksonia*) schon durch einen 25 Min. langen Aufenthalt in Leitungswasser die Reizschwelle bis zur 0,1 % Äpfelsäure vorgerückt wurde.

X. Theoretisches und Rückblick.

Die vorliegenden Untersuchungen haben zunächst klargestellt, daß die Apfelsäure auf die Samenfäden von *Isoetes* eine eminente topochemotaktische Reizwirkung ausübt, sodaß man sie mit vollem Recht als das spezifische Reizmittel für diese Samenfäden bezeichnen kann. Doch steht Äpfelsäure in der chemotaktischen Wirkung nicht einzig da. Die *Isoetes*-Samenfäden reagieren ebenfalls auf Bernsteinsäure, Fumarsäure und d-

1) Die Versuche fielen auch dann ganz gleich aus, wenn die Kapillarflüssigkeit außer Natriummalat noch ebensoviel vom Elektrolyt enthielt wie das Außenmedium.

2) Vögler, Botan. Zeitung 1891, p. 662. Dort ist ferner mitgeteilt, daß es für die Empfindlichkeit der Samenfäden ein Temperaturoptimum (zwischen 15° C. und 28° C.) gibt (a. a. O., p. 673).

Weinsäure[1]) in typisch topotaktischer Weise, wenn auch deren anlockende Wirkung, nach dem Schwellenwert bemessen, 100 bis 200mal kleiner als die der Äpfelsäure ist. Weiterhin wurde des näheren dargetan, daß durch den schon wirksamen Reiz der Äpfelsäure die Empfindlichkeit der Samenfäden für diese dem Weberschen Gesetz gemäß abgestumpft wird, ferner, daß eine homogene Lösung der Bernsteinsäure, Fumarsäure oder Weinsäure die Sensibilität der darin befindlichen Samenfäden für jede derselben und auch für Äpfelsäure in bestimmtem Verhältnis herabsetzt. Daraus folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, daß den chemotaktischen Wirkungen der genannten, miteinander chemisch nahe verwandten Körper ein und derselbe Perzeptionsvorgang zugrunde liegt.

Die hier angeführten Befunde scheinen eine gewisse Einsicht in den Vorgang der spezialisierten chemotaktischen Reizperzeption der Samenfäden erschließen zu lassen. Den Ausgangspunkt unserer theoretischen Betrachtung bildet das Verhalten der Samenfäden gegen die beiden stereoisomeren Körper, Fumarsäure und Maleinsäure. Man schreibt für diese Stoffe folgende Konstitutionsformel:

$$\begin{array}{c} \mathrm{H-C-COOH} \\ \| \\ \mathrm{H-C-COOH} \\ \text{Maleinsäure} \end{array} \qquad \begin{array}{c} \mathrm{HOOC-H} \\ \| \\ \mathrm{H-COOH} \\ \text{Fumarsäure} \end{array}$$

Die Samenfäden von *Isoetes* reagieren auf Fumarsäure, wie schon gesagt, deutlich topochemotaktisch, während sie durch Maleinsäure kaum merklich angelockt werden. Merkwürdigerweise ist das Verhalten der Farnsamenfäden ein ganz entgegengesetztes; sie sind zwar durch Maleinsäure, nicht aber durch Fumarsäure chemotaktisch reizbar. Schon daraus geht hervor, daß die sterische Konfiguration des Reizstoffmoleküls nicht ohne Bedeutung für dessen chemotaktische Wirkung bleibt. Von diesem Gesichtspunkte aus wollen wir nun die molekulare Struktur der übrigen anlockend wirkenden Stoffe näher betrachten.

Die Konfiguration des Äpfelsäure-Moleküls ist, nach Wislicenus, in „der bevorzugten Lage" gleich wie die der Fumarsäure, bei welcher beide Karboxylgruppen einander gegenüberstehen[2]). Dasselbe trifft

---

1) Alle als neutrale Salze.

2) Die Crassulaceen-Äpfelsäure besitzt nach Walden (Ber. d. d. chem. Gesellsch. Bd. 32 [1899], p. 2721) eine Konfiguration, die kaum von der der gewöhnlichen linksdrehenden Äpfelsäure abweicht.

auch sehr wahrscheinlich bei der d-Weinsäure zu, weil Fumarsäure, nicht aber Maleinsäure, bei der Oxydation Traubensäure liefert. Ferner haben wir wohl Grund, anzunehmen, daß auch Bernsteinsäure bezüglich der räumlichen Anordnung beider Karboxylgruppen wohl mit Fumarsäure zu vergleichen ist[1]). Wir haben also gesehen, daß alle anlockend wirkenden Stoffe, d. h. Äpfel-, Fumar-, Bernstein- und Weinsäure einander ähnlich sind, nicht bloß im Aufbau, sondern auch in der sterischen Konfiguration der Moleküle.

Das hier eruierte Verhältnis erinnert uns unwillkürlich an die von Emil Fischer gegebene Erklärung für die Spezifizität der Enzymwirkung. Gestützt auf das Verhalten gewisser Enzyme gegen die künstlichen stereoisomeren Glykoside hat dieser Chemiker zuerst den berühmten Satz ausgesprochen: Wenn irgend ein Enzym auf eine Substanz[2]) spezifisch zerlegend wirkt, so muß sich in der letzteren eine bestimmte sterische Atomgruppierung vorfinden, welche dem betreffenden Enzym nach Art des Schlosses und Schlüssels paßt und ihm damit den Angelpunkt seines Eingreifens verschafft. Im Anschluß hieran können wir uns auch das Wesen des perzeptorischen Apparates im Samenfadenkörper so vorstellen, daß er eine bestimmte chemische Struktur, eine „Rezeptorgruppe", enthalte, welche mit ihrem sterischen Aufbau der Äpfelsäure gut paßt und diese bei sich festhalten kann. So an das reizbare Substrat geheftet tritt die Äpfelsäure in die Wechselwirkung ein, die auf seiten der Samenfäden den ersten Perzeptionsvorgang einleitet[3]). Es ist dann leicht verständlich, daß auch die mit Äpfelsäure nahe verwandten und zudem ähnlich konfigurierten Körper einen analogen Auslösungsvorgang bei den Samenfäden hervorrufen können[4]). Daß hingegen Maleinsäure, Malonsäure und

---

1) Nach Vaubel (Journ. f. prakt. Chem., Bd. 59 [1899], p. 30) lassen sich die Löslichkeitsverhältnisse der Bernsteinsäure am besten durch die Annahme dieser Konfiguration erklären.

2) oder eine Gruppe von Substanzen.

3) Die Antitoxinbildung im Tierkörper wird auch wahrscheinlich durch die Reizwirkung des Toxins ausgelöst, welches durch seine sogenannte haptophore Gruppe (Ehrlich) an das lebendige Substrat gehängt wird.

4) Diese Anschauung ist wohl mit der Äußerung Pfeffers (Pflanzenphysiologie Bd. 2, p. 807) zu vereinbaren, „daß die Ausbildung einer auf einen bestimmten Stoff bezw. Zweck berechneten, chemotaktisch reizbaren physiologischen Struktur es unvermeidlich mit sich bringt, daß auch eine Reihe von anderen Stoffen in eine Wechselwirkung treten,

Asparaginsäure der anlockenden Wirkung entbehren, kann man wohl dadurch erklären, daß ihre Moleküle, wegen der abweichenden Struktur, nicht mehr imstande sind, im besagten Sinne den Perzeptionsapparat der Samenfäden zu affizieren.

Ob die Samenfäden der Farne auch durch andere organische Säuren als Äpfelsäure und Maleinsäure topochemotaktisch gereizt werden, muß erst noch näher untersucht werden[1]). Nach Garrey[2]) wirken Essigsäure, Buttersäure und Milchsäure schon in einer Konzentration von $^1/_{5000}$ Mol positiv chemotaktisch auf das Infusor *Chilomonas*. Die Myxoamöben von *Chondrioderma* und *Aethalium* werden, wie Stange[3]) nachwies, durch mehrere mono- und dibasische Säuren angelockt. In diesen Fällen ist aber die Reizwirkung der organischen Säuren weniger spezifisch als bei den Samenfäden.

Es ist immerhin beachtenswert, daß das spezifische Reizmittel für die Samenfäden innerhalb eines bestimmten Verwandtschaftskreises immer dasselbe ist. So reagieren die Samenfäden aller untersuchten leptosporangiaten Farnen und auch jene von *Selaginella* auf Äpfelsäure und die der Laubmoose auf Rohrzucker. Dagegen sind schon die Spermatozoiden der Wasserfarne (*Marsilia*)[4]) und der Torfmoose[5]) durch Äpfelsäure resp. Rohrzucker nicht reizbar. Die systematische Stellung der Isoeteen bleibt immer noch fraglich, obwohl sie in den meisten Lehrbüchern als heterospore Formen in das Lycopodiinen-System gestellt sind. Die Äpfelsäure wurde nun auch bei den Isoeteen als das spezifische Reizmittel für die Samenfäden erkannt. Es ist doch kaum zu übersehen, daß die *Isoetes*-

---

die eine chemotaktische Reaktion im Gefolge hat". Es ist aber kaum einzusehen, wie eine solche Korrelation der Reizwirkung auch zwischen Äpfelsäure und zB. Rubidiumchlorid bestehen kann, wie Buller (Ann. of Botany, Vol. 14, p. 572) meinte.

1) Pfeffer hat seinerzeit mit Stoffgemischen gearbeitet, eine Methode, welche, wie er selbst zugibt, nicht ganz einwandfrei ist. Bei den Angaben Bullers (a. a. O.) über die Reizwirkung einiger organischer Säuren auf die Farnsamenfäden vermissen wir leider den sicheren Beweis, daß es sich wirklich um eine topochemotaktische Reaktion handelt.

2) Garrey, The Effects of ions upon the aggregation of flagellated infusoria. Americ. Journ. Physiol. Bd. 3, p. 312.

3) Stange, Über chemotaktische Reizbewegungen. Botan. Zeitung 1890, p. 156.

4) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 423.

5) Daselbst Bd. 2, p. 655.

und Farnsamenfäden auf die beiden stereoisomeren Säuren, Malein- und Fumarsäure, in entgegengesetztem Sinne reagieren. Es wäre von Interesse, zu erfahren, wie sich die Samenfäden von *Selaginella* in dieser Beziehung verhalten.

Es wurde bereits gezeigt, daß das für die Samenfäden positiv chemotaktisch wirksame Agens eigentlich das Anion der Äpfelsäure[1]) ist. Die freie Äpfelsäure wirkt in niedrigen Konzentrationen anziehend, aber in etwas höheren abstoßend auf die Samenfäden. Die vergleichenden Versuche mit mehreren anorganischen und organischen Säuren haben gezeigt, daß die repulsive Wirkung der freien Säuren überhaupt den H-Ionen zufällt. Von der Lösung der freien Äpfelsäure gehen also zwei verschiedene Reizungen aus, und schon in einer verhältnismäßig schwachen Konzentration ($^1/_{500}$ Mol) wird die anziehende Wirkung der Malat-Ionen von der abstoßenden der H-Ionen überwunden; den Grund dafür habe ich schon näher erörtert. Das OH-Ion wirkt auch negativ chemotaktisch auf die Samenfäden; seine Wirksamkeit ist aber nur etwa halb so groß, als die des H-Ion. Die Reizbarkeit durch die H- und OH-Ionen scheint indes eine ziemlich allgemeine Eigenschaft der frei beweglichen Mikroorganismen zu sein. Wir können daher bei den Versuchen mit einer H- oder OH-Ionen enthaltenden Salzlösung nicht immer eine einheitliche Reizwirkung erzielen. So haben wir es zB. bei den Versuchen Stanges[2]) über die Chemotaxis der *Saprolegnia*-Zoosporen gegen Phosphorsäure und deren Salze sehr wahrscheinlich mit einer Resultante der z. T. in entgegengesetztem Sinne wirkenden Reizungen von Phosphat-, H- und OH-Ionen zu tun.

Die verschiedenen Metallsalze wirken mehr oder minder stark abstoßend auf die Samenfäden von *Isoetes*. Sehr wirksam sind die Schwermetall-Ionen, insbesondere Ag, Hg und Cu. Die Alkali- und Erdalkalimetalle entfalten erst in höheren Konzentrationen ihre negativ chemotaktische Wirkung[3]). Unter den Anionen wirkt

---

1) und ferner der Bernstein-, Fumar- und Weinsäure.

2) Stange, a. a. O., p. 126.

3) Die Beobachtung Garreys (l. c., p. 302) hat auch gezeigt, daß die Alkali- und Erdalkalimetalle auf das Infusor *Chilomonas* eine negativ chemotaktische Wirkung ausüben.

NO_2 am stärksten abstoßend, und daran schließen sich ClO_3, I, Br usw. Auch die Anionen F, CN und H_2AsO_4 scheinen in gleichem Sinne zu wirken. Die Untersuchungen Garreys und Jennings über die Chemotaxis der Infusorien zeigen, daß die Repulsion durch anorganische Salze auch hier ganz und gar auf die chemotaktische Wirkung der Ionen zurückzuführen ist. Der Wirkungsgrad der einzelnen Ionen ist freilich nicht derselbe wie in unserem Falle.

Hingegen können die Nichtelektrolyte selbst in hochkonzentrierten Lösungen die Samenfäden niemals zum Fliehen reizen. Disaccharide und Aminosäuren, für welche die Plasmahaut der Samenfädenkörper fast impermeabel ist, bilden auch keine Ausnahme davon. Darum kann hier von einem Wegfall der osmotischen Reizbedingung gar nicht die Rede sein, und man muß eher darauf schließen, daß die Samenfäden von *Isoetes* jener Reizbarkeit durch die osmotische Leistung der Lösungen gänzlich entbehren. Ebensowenig sind die Samenfäden mit einer allgemeinen Reaktionsfähigkeit ausgestattet, die sie vor allen giftig wirkenden Medien zurückweichen läßt.

Die Anionen aller untersuchten di- und tribasischen organischen Säuren, inkl. Äpfelsäure, veranlassen in bestimmten Konzentrationen die Repulsion der Samenfäden, welche besonders bei den nicht anlockend wirkenden Säuren (Oxalsäure, Maleinsäure, Zitronensäure usw.) stark hervortritt. Die Perzeption dieses negativ chemotaktischen Reizes der Säure-Ionen seitens der Samenfäden beruht aber sehr wahrscheinlich auf viel einfacheren Vorgängen als bei der positiven Chemotaxis gegen die Äpfelsäure. Denn erstens ist die in Frage kommende Reizwirkung nicht so sehr von der Gleichartigkeit der Molekularstruktur der Reizmittel abhängig, und zweitens wird die Sensibilität für die repulsive Reizung, im Gegensatz zu der anziehenden, nur wenig durch den bereits wirkenden gleichartigen Reiz abgestumpft.

Zum Schluß wollen wir die Art und Weise der chemotaktischen Reaktionen der Samenfäden mit einigen Worten besprechen. Wie schon näher dargetan wurde, ist die positive Chemotaxis der Samenfäden gegen die Äpfelsäure und die ihr nahe verwandten Säuren von typisch topotaktischer Natur; die Reaktion der Samenfäden besteht immer in einer Wendung der Körperachse und einer Ablenkung der Bewegungsrichtung nach der Reizquelle. Den Reizanlaß bildet hierbei wahrscheinlich die ungleiche Verteilung des hinzudiffundierenden Reizstoffes an beiden opponierten Flanken des Samenfadenkörpers. Man könnte dabei Bedenken erheben, daß vielleicht bei den sich vorwärtsbewegenden Samenfäden durch die Rotation um die Körperachse jeder einseitige Angriff des Reizstoffes ausgeschlossen sei. Dazu ist aber zu bemerken, daß die chemotaktische Reizung bei einer genügend kurzen Reaktionszeit (bezw. Präsentationszeit) trotz der Eigendrehung der Samenfadenkörper noch immer in besagter Weise eintreten kann, ähnlich wie die geotropische Krümmung der Achsenorgane durch eine zu langsame Drehung auf dem Klinostat nicht ganz verhindert wird[1]). Übrigens wissen wir noch nicht, ob die Perzeptionsapparate des chemotaktischen Reizes auf den ganzen Körper der Samenfäden oder nur auf lokalisierte Stellen desselben verteilt sind.

Meine bereits in Kap. II dargestellten Beobachtungen sprechen dafür, daß bei den *Isoetes*-Samenfäden eine phobotaktische Reaktionsfähigkeit neben einer typisch topotaktischen ausgebildet ist, so daß sie die einmal erreichte Äpfelsäurelösung nicht wieder verlassen können. Der wesentlichste Zug der phobotaktischen Reaktion besteht darin, daß die im bestimmten Medium befindlichen Organismen beim Übergang in die niedrigere (bezw. höhere) Konzentration immer zum Zurückweichen veranlaßt werden[2]). Dazu kommt noch die Tatsache, daß das Zurückschwimmen dabei oft mit keiner Umwendung der Körperachse geschieht[3]). Aber bei den Infusorien wird es stets von einer gewissen Ablenkung der früheren Bewegungsrichtung begleitet, und hat endlich bei *Euglena* die Übergangsreizung immer nur eine Richtungsänderung zur Folge[4]).

1) F. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 32 (1898), p. 189.

2) Rothert, Flora, Bd. 88, p. 392 ff.; Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, p. 754.

3) Bei bipolar begeißelten Bakterien ist nichts anderes zu erwarten.

4) Jennings, Americ. Journ. Physiol., Vol. 3, p. 232, 235.

Auch bei der phobotaktischen Reaktion der Samenfäden ist das Rückwärtsschwimmen (mit dem Hinterende voran) nur transitorisch oder überhaupt nicht bemerklich, und bald darauf tritt die Umwendung der Körperachse und somit die Veränderung der Bewegungsrichtung ein.

Diese positive phobotaktische Reaktion wird bei der Steigerung der Äpfelsäure-(Anion) Konzentration schließlich in eine negative verwandelt, und die Repulsion wird nunmehr beim Übergang in die konzentriertere Lösung veranlaßt. Die schon erwähnte negative Chemotaxis der *Isoetes*-Samenfäden gegen verschiedene organische Säure-Anionen scheint ebenfalls phobotaktischer Natur zu sein. Dafür spricht unter anderem die Tatsache, daß hierbei die Empfindlichkeit der Samenfäden durch den bereits wirkenden Reiz nur wenig in Anspruch genommen wird, und zur Erzielung der Unterschiedsschwelle eine etwa vierfache Steigerung des Reizes schon ausreichend ist, während dagegen bei der positiven Topochemotaxis sogar ein 200—400mal größerer Reiz dazu erforderlich ist. Diese relativ größere Feinheit der Unterschiedsempfindung scheint gerade ein Charakteristikum der phobotaktisch reagierenden Organismen zu bilden[1]); nach Pfeffer wird bei der Phobochemotaxis von *Bacterium termo* die Unterschiedsschwelle schon erreicht, wenn die Kapillarflüssigkeit nur viermal mehr Fleischextrakt enthält als die Außenlösung[2]). Aus dem eben angeführten Grunde muß man annehmen, daß auch die negative Chemotaxis der *Isoetes*-Samenfäden gegen H-, OH- und Metall-Ionen in gleicher Weise auf phobischer Reaktion beruht.

Man kann sich nun fragen, ob die von Buller beobachtete positive Chemotaxis der Farnsamenfäden gegen die verschiedensten Salzlösungen vielleicht eine phobotaktische Ansammlung in der Kapillarflüssigkeit darstelle[3]). Dann würde es nicht sehr schwierig sein, die wesentliche Abweichung meiner Resultate von den Bullerschen zu erklären, da ich bei der positiven Chemotaxis stets

---

1) Denn bei einer so weit gehenden Abstumpfung der Sensibilität durch den schon wirkenden Reiz kann, wie leicht ersichtlich, keine nennenswerte Ansammlung bezw. Abstoßung der Organismen in phobotaktischer Weise zustande kommen.

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 2, p. 635.

3) Buller hat zwar diese Frage offen gelassen (Annals of Botany, Vol. 14, p. 569).

eine typisch topotaktische Anlockung ins Auge faßte, und da zudem bei den kurzlebigen *Isoetes*-Samenfäden die phobotaktische Reaktion allein, wenn eine solche auch bestände, keine merkliche Ansammlung der Samenfäden in die Kapillare verursachen könnte.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität zu Tokyo ausgeführt. Es sei mir an dieser Stelle erlaubt, den Herren Professoren M. Miyoshi und J. Matsumura meinen tiefgefühlten Dank für die stetige Anregung und Unterstützung auszusprechen.

Untersuchungen über Chemotropismus und verwandte Erscheinungen bei Wurzeln, Sprossen und Pilzfäden.

Von

Robert Sammet.

Mit 7 Textfiguren.

A. Einleitung.

Die botanische Literatur weist eine ganze Reihe von Arbeiten auf, die sich speziell mit der Untersuchung chemischer Richtungsreize bei Pflanzen beschäftigen.

Die ersten beziehen sich fast ausschließlich auf chemotaktische Reaktionen freibeweglicher, niederer Organismen. Zunächst war es Engelmann[1]) im Jahre 1881, der eine neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen anwandte. Er benutzte zum Nachweis des Sauerstoffes die Eigenschaft verschiedener Bakterien, durch dieses Gas angelockt zu werden. In einer weiteren Arbeit über die Biologie der Schizomyceten[2]) brachte er weitere Belege für die chemische Empfindlichkeit der Mikroorganismen. Bald darauf, im Jahre 1885, wurden von Pfeffer[3]) die chemotaktischen Reaktionen näher verfolgt. So stellte Pfeffer unter anderem fest, daß die Samenfäden der Farne durch Äpfelsäure angelockt werden, während für die Samenfäden der Laubmoose Rohrzucker als hauptsächliches Anlockungsmittel dient. Bei diesen Untersuchungen ließ sich aber weiterhin noch konstatieren, daß durch zu hohe Konzentrationen eine abstoßende Wirkung zustande kam. Diese wird, wie die Untersuchungen von

---

1) Engelmann, Botan. Zeitung 1881, p. 442.

2) Ders., Pflügers Archiv f. Physiologie 1881, Bd. 26, p. 537.

3) Pfeffer, Berichte der Deutsch. botan. Gesellschaft 1883, p. 524. Desgl. Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 363. Desgl. Bd. II, p. 582.

Pfeffer und Massart[1]) ergaben, teilweise durch negativ chemotaktische, teilweise durch negativ osmotaktische Wirkungen verursacht.

Zur Erklärung des Chemotropismus und Osmotropismus[2]) sei erwähnt, daß wir unter Chemotropismus alle Orientierungsbewegungen zusammenfassen, die von einem Stoffe vermöge seiner chemischen Qualität und der Konzentrationsdifferenz ausgelöst werden, während die osmotropische Reizung nicht von der chemischen Qualität, sondern von der osmotischen Leistung des Stoffes abhängt. 1901 verfolgte dann Rothert[3]) die verschiedenen Eigenheiten der chemotaktischen Reizbarkeit der Bakterien, indem er ergänzend und bestätigend die von den früheren Forschern gemachten Beobachtungen erläuterte. Fernerhin wurden chemotropische Krümmungsbewegungen an Pilzfäden und Pollenschläuchen von Miyoshi[4]) festgestellt, nachdem vorher Molisch[5]) das Hinkrümmen der Pollenschläuche nach der Narbe als einen chemotropischen Reizeffekt angesprochen hatte.

Chemotropische Reizungen an höheren Pflanzen waren, außer den erwähnten Untersuchungen von Molisch und Miyoshi über Pollenschläuche, nur von Molisch[6]) in seiner Arbeit über den Aerotropismus der Wurzeln beobachtet worden. Doch bedürfen, wie Pfeffer[7]) in seiner Physiologie hervorhebt, diese Reaktionen eingehender Studien, die auch zu entscheiden haben, inwieweit etwa solche Reizungen eine Rolle in den Orientierungsbewegungen der Wurzeln im Wasser und im Boden spielen. Deshalb wurde nun auf Anregung meines hochverehrten Lehrers Herrn Geheimrat Professor Dr. Pfeffer näher untersucht, inwieweit

1. Wurzeln in Wasser,
2. Wurzeln, Sprosse und Pilzfäden im dampfgesättigten Raume,
3. Wurzeln in Erde

auf ungleiche Verteilung verschiedener Stoffe reagieren.

---

1) Massart, Archives Biologie 1889, Bd. 9, p. 515.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Auflage, Bd. II, p. 581. — Rothert, Flora 1901, p. 414.

3) Rothert, Flora 1901, p. 371.

4) Miyoshi, Botan. Zeitung 1894, p. 1, und Flora 1894, p. 76.

5) Molisch, Sitzungsberichte d. Wiener Akademie 1893, Bd. 102, Abt. I, p. 423.

6) Ders., Sitzungsberichte d. Wiener Akademie 1884, Abt. I, p. 111.

7) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, p. 586.

Hierzu sei noch besonders erwähnt, daß mir erst nach Abschluß dieser Untersuchungen die Arbeit von Newcombe und A. Rhodes[1]) zugängig wurde.

B. Orientierung über die Resultate.

Aus den mitzuteilenden Versuchen ergab sich, daß sämtliche geprüften Wurzeln mehr oder weniger gut chemotropisch reagierten. In wässeriger Lösung riefen sogar alle daraufhin geprüften anorganischen und organischen Stoffe bei gewissen Konzentrationen eine positiv gerichtete Wurzelreaktion hervor, die nach Überschreiten gewisser Grenzen bei den meisten Stoffen in eine negativ gerichtete Krümmung überging.

Obgleich alle Stoffe eine tropistische Reaktion ergaben, so handelt es sich doch, wie aus der späteren Diskussion hervorgeht, zunächst nicht um eine osmotropische, sondern um eine chemotropische Reaktion; jedoch ist damit nicht ausgeschlossen, daß auch osmotropische Reaktionen vorkommen.

Bei den Versuchen in Luft, bei welchen mit ungleicher Verteilung verschiedener gasförmiger Körper im dampfgesättigten Raume gearbeitet wurde, zeigten die Wurzeln eine größere Verschiedenheit des Verhaltens. Hierbei war im allgemeinen die osmotropische Reizung der Wurzeln ausgeschlossen. Einigen Substanzen gegenüber verhielten sich die Wurzeln indifferent, zB. gegen Wasserstoff. Auf inäquale Verteilung des Sauerstoffes antworteten die Wurzeln nur durch eine positive Reaktionskrümmung; bei Kohlensäure, Äther-, Alkohol- usw. Dämpfen traten je nach den Konzentrationsverhältnissen positive oder negative Reaktionen ein.

Bei Versuchen in Erde endlich traten Kombinationserfolge von chemotropischen und hydrotropischen Reaktionen ein, die je nach den Umständen ein Überwiegen der einen oder der anderen Wirkung erkennen ließen.

---

1) Newcombe und A. Rhodes, Botanical Gazette 1904, Bd. 37, p. 23. Desgl., Naturw. Rundschau, 1904, p. 598 (Referat).

C. Versuche in Wasser.

1. Allgemeines.

Als Versuchsobjekte verwandte ich in feuchten Sägespänen gezogene, etwa 3 bis 4 cm lange Wurzeln von:

1.	*Lupinus albus*	= Leguminosen.
2.	*Vicia faba major* und *minor*	
3.	*Vicia sativa*	
4.	*Phaseolus multiflorus*	
5.	*Soja hispida*	
6.	*Pisum sativum*	
7.	*Cucurbita pepo*	= Cucurbitaceen.
8.	*Citrullus colocynthis*	
9.	*Tropaeolum majus*	= Tropaeolaceen.
10.	*Fagopyrum esculentum*	= Polygonaceen.
11.	*Brassica nigra*	= Cruciferen.
12.	*Sinapis alba*	
13.	*Helianthus annuus*	= Compositen.
14.	*Zea mays*	= Gramineen.

Von diesen Objekten eigneten sich für meine Versuche am besten die Wurzeln von *Lupinus albus*, *Vicia sativa* und *Sinapis alba*, weshalb dieselben auch am meisten Verwendung fanden. Doch will ich noch bemerken, daß sämtliche anderen Wurzeln, wenn auch zum Teil minder gut, reagierten.

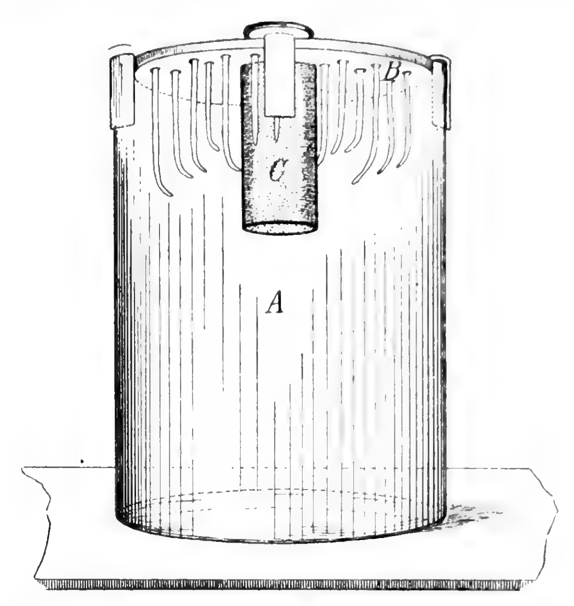
Die von mir vorgenommenen Versuche wurden zum größten Teil im Dunkelzimmer ausgeführt. Dasselbe wies während der Ausführung meiner Versuche eine ziemlich konstante Temperatur von 17 bis 19° C. auf. Bei einigen Versuchen zur Feststellung der Reizschwellen dagegen, wobei es darauf ankam, daß keine Strömungen durch geringe Temperaturschwankungen oder durch Erschütterung des Bodens entstanden, stellte ich die Gefäße im Wärmezimmer[1]) auf einem gemauerten Postamente bei konstanter Temperatur von 25° C. auf und verdunkelte durch Überdeckung mit einem großen Dunkelzylinder.

2. Methodik.

Zur Anstellung der Versuche wurde eine Anzahl großer zylindrischer Glashäfen (siehe Fig. 1 *A*) von 45 cm Höhe und 25 cm

1) Pfeffer, Berichte der Deutsch. botan. Gesellschaft 1895, Bd. 13, p. 48.

Breite gewählt, welche 20 l Wasser faßten. Auf diesem mit Wasser gefüllten Zylinder wurde eine Scheibe aus Zinkblech (*B*; 20 cm Durchmesser) befestigt. In der Mitte der Blechscheibe (*B*) befand sich eine kreisrunde Öffnung, in welche eine Tonzelle *C* genau hineinpaßte. Sie hatte eine Höhe von 15 cm und einen Durchmesser von 4,5 cm. Um diese Tonzelle herum wurden die Wurzeln in drei verschiedenen Abständen von 1 cm, 3 cm und 6 cm in die



Figur 1.
A großer Glaszylinder mit Wasser gefüllt. *B* Zinkblechscheibe mit drei Reihen Wurzeln in verschiedenen Abständen von der in der Mitte befindlichen Tonzelle *C*, in welcher die gelösten Stoffe enthalten sind.

zu diesem Zwecke in der Blechscheibe befindlichen Löcher eingesetzt und mit Watte darin befestigt. Die Wurzeln waren also vertikal abwärts gerichtet.

Nach der Zusammenstellung wurden die Tonzellen mit den verschiedenen gelösten Stoffen angefüllt. Von diesen kamen Alkohol, Äther, Kampfer, Chlornatrium, Kaliumnitrat, Rohrzucker, Calciumsulfat (Gips), Essigsäure und Glyzerin zur Verwendung.

Bei Versuchen mit Gips wurde eine andere Methode angewendet. Gebrannter Gips wurde mit Wasser zu einem dicken Brei angerührt und dann in einer Form aus starkem Papier zu einer Platte von 18 : 12 cm ausgegossen. Vor dem Erstarren wurde ein

Holzstab in der Mitte der Schmalseite eingegipst und nach völligem Festwerden die Platte daran mittels eines Bindfadens im Wasser aufgehängt. Bei der Anstellung dieses Versuches wurde nicht nur ein Glaszylinder verwendet, sondern eine große, rechteckige Glasküvette von 60 cm Länge und 40 cm Breite und gleicher Höhe. Die Gipsplatte wurde an einem Holzstab, der quer über die schmalere Seite der Küvette gelegt war, aufgehängt und lag somit an der Wand des Gefäßes an. Die Stellung der Wurzeln gegen die Gipsplatte war so angeordnet, daß dieselben auf einer durchlochten Korkplatte in fünf Reihen hintereinander standen.

In beiden Fällen entsteht infolge der Diffusion in dem umgebenden Wasser ein Konzentrationsgefälle des angewandten Stoffes. Die Wurzeln sind somit einer ungleichen Stoffverteilung, also einer tropistischen Reizbedingung ausgesetzt. Um annähernd das Konzentrationsgefälle für einige Stoffe zu bestimmen, wurde folgender Versuch ausgeführt:

Auf einem zitterfreien Tische wurde der beschriebene große Glaszylinder bei konstanter Temperatur von 25° C. aufgestellt. Die Tonzelle war in der Mitte der Wasserfläche mit vier verzinkten Eisendrähten aufgehängt. Vom Tonzylinder bis zum Rande des Glashafens wurde ein schmales Brett gelegt und dasselbe mit Siegellack auf den Rändern der Gefäße befestigt. Die Brücke besaß in den Entfernungen der sonst dort stehenden Wurzeln Löcher, durch welche je eine Pipette von 10 cm^3 Inhalt in das Wasser ragte. Um ein vorzeitiges Eindringen des Wassers zu verhindern, waren die Pipetten vor dem Einsetzen am oberen Ende durch Baumwachs verklebt. Nach genau einer Stunde wurde das Klebewachs entfernt und das Wasser trat in die Pipette ein. Je 10 cm^3 der Flüssigkeit wurden bei Anwendung von Chlornatrium mittels Normal-Zehntel-Silbernitratlösung maßanalytisch bestimmt. Dabei erhielt ich die in der Tabelle 1 (folg. Seite) angegebenen Annäherungswerte.

Hierbei ist angenommen, daß die Konzentration in der Tonzelle konstant bleibt, während doch in Wirklichkeit dieselbe abnimmt. Indes ändert sich bei mäßig langer Versuchszeit die Konzentration innerhalb der Tonzelle und somit auch die Austrittsmenge nur wenig. Bei einem Versuche nämlich mit 25 prozentiger Chlornatriumlösung in der Tonzelle belief sich der Gesamtaustritt der Kochsalzmenge in den ersten 12 Stunden, bei wiederholter Erneuerung des umspülenden Wassers, auf ca. 1,2 g Chlornatrium pro Stunde. Daraus berechnet sich nach Ausmaß der Tonzelle als

Tabelle 1.

In die Tonzelle wurde 2 % Chlornatriumlösung gefüllt. Der Chlornatriumgehalt in der Außenflüssigkeit ist in % angegeben.

No.	Zeit, nach welcher der Versuch angestellt wurde	Direkt an der Tonzelle %	3 cm von der Tonzelle entfernt %	6 cm von der Tonzelle entfernt %
1	1 Std.	0,003	0,002	—
2	2 „	0,012	0,009	0,005
3	3 „	0,015	0,011	0,007
4	5 „	0,021	0,018	0,012
5	7 „	0,025	0,021	0,018
6	9 „	0,032	0,025	0,021
7	20 „	0,047	0,041	0,038

Durchgang in der Stunde pro 1 qcm 0,0013 g NaCl. Daß in der Tat die Wurzelkrümmung von dem Konzentrationsgefälle des gelösten Stoffes abhängt, ergibt sich aus folgendem:

Wurde nur Leitungswasser von gleicher Temperatur der Außenflüssigkeit in die Tonzelle getan, so trat niemals eine Krümmung ein. Ebenso unterblieben die Krümmungen in homogenen Salzlösungen.

Obgleich somit feststeht, daß die Wurzelkrümmungen durch die tropistischen Wirkungen der Salzlösungen bedingt werden, so lassen sich doch die wirksamen Konzentrationsdifferenzen sowie die Schwellenwerte nach unserer Methode nicht so leicht exakt bestimmen. Zur sicheren Beurteilung derselben würden sowohl genaue Kenntnisse der Konzentration, als auch des Gefälles in der die Tonzelle umgebenden Flüssigkeit notwendig sein. Über diese Größen ist natürlich nichts ausgesagt durch die Angabe, daß die Reaktion erfolgt, wenn die Tonzelle 2 % Chlornatrium enthielt. Da aber aus der Tabelle 1 oben zu ersehen ist, daß unter diesen Umständen nach neun Stunden das Wasser unmittelbar an der Tonzelle 0,03 %, in 3 cm Abstand von der Tonzelle 0,025 % NaCl enthält, so ist zu sagen, daß dieses geringe Konzentrationsgefälle zur tropistischen Reizung ausreicht.

3. Resultate mit Wurzeln.

Die Tonzelle wurde mit Wasser gefüllt, das Alkohol, Äther, Chlornatrium, Kaliumnitrat, Rohrzucker, Essigsäure und Glyzerin in den in den Tabellen in Gewichtsprozenten im Volumen ausgedrückten Mengen enthielt. Bei Anwendung von Kampfer wurde eine gesättigte Lösung in der Tonzelle dadurch unterhalten, daß

eine größere Menge Kampfer in das Innere der Tonzelle gebracht war. Bei sämtlichen Versuchen wurde ein Säckchen Erde in die Außenflüssigkeit gehängt. Zur Erklärung der Tabellen will ich noch hinzufügen, daß die Wurzeln um die Tonzelle auf der Blechscheibe so angeordnet waren, daß die Wurzeln des zweiten, ferneren Kreises (Nr. 7—12) mit den Wurzeln des ersten Kreises (Nr. 1—6) alternierten. Die Wurzeln des dritten Kreises, 6 cm von der Tonzelle entfernt, befanden sich wiederum auf gleichen Radien mit den Wurzeln des ersten Kreises.

Als Zeichen für positive und negative Krümmungen habe ich hier und fernerhin die Zeichen + und — angewendet. 0 bezeichnet, daß keine Krümmung stattfand. Durch 5 = —, 1 = + wird angezeigt, daß von den 6 Versuchsobjekten 5 eine negativ gerichtete, 1 eine positiv gerichtete Krümmung ergaben. Die Prozente geben den gewichtsprozentualen Gehalt der Stoffe in 100 ccm der in die Tonzelle eingefüllten Lösung an.

Tabelle 2.

Versuche mit Alkohol, Ätherwasser, Kampfer, Glyzerin, Chlornatrium, Kaliumnitrat, Rohrzucker, Essigsäure. Versuchspflanze *Lupinus albus*. Versuchsdauer = 12 Stunden. Temperatur 17° C.

Bezeichnung der Kreise und der Abstände von der Fläche in cm	Anzahl d. Wurzeln in jed. Kreise	Akoholversuche				Ätherwasserversuche			Kampferversuche
		95 %	50 %	25 %	10 %	8 %	4 %	2 %	Löslichkeit 1 : 1200
1. Kreis = ½ cm	6	5 = — 1 = +	3 = + 3 = —	3 = + 3 = —	5 = + 1 war krank	2 = + 4 = —	4 = + 2 = —	6 = +	6 = +
2. Kreis = 3 cm	6	4 = + 2 = —	5 = + 1 = 0	6 = +	5 = + 1 = 0	5 = + 1 = —	6 = +	5 = + 1 = 0	4 = + 2 = 0
3. Kreis = 6 cm	6	5 = + 1 = 0	5 = + 1 = 0	4 = + 2 = 0	2 = + 4 = 0	6 = +	5 = + 1 = 0	3 = + 3 = 0	1 = + 5 = 0

Bezeichnung der Kreise nebst Angabe der Entfernung	Anzahl d. Wurzeln i. j. Kreise	Chlornatriumversuche				Rohrzuckerversuche			
		25 %	20 %	10 %	5 %	50 %	25 %	10 %	5 %
1. Kreis = ½ cm	6	3 = + 3 = —	5 = + 1 = —	6 = +	6 = +	6 = +	6 = +	6 = +	6 = +
2. Kreis = 3 cm	6	6 = +	6 = +	6 = +	6 = +	6 = +	6 = +	6 = +	5 = + 1 = 0
3. Kreis = 6 cm	6	6 = +	5 = + 1 = 0	4 = + 2 = 0	1 = + 5 = 0	6 = +	6 = +	3 = + 3 = 0	3 = + 3 = 0

(Fortsetzung der Tabelle 2.)

Bezeichnung der Kreise nebst Angabe der Entfernung	Anzahl d. Wurzeln i. j. Kreise	Kaliumnitratversuche			Essigsäureversuche			
		25 %	10 %	5 %	100 %	50 %	25 %	10 %
1. Kreis = ½ cm	6	2 = + 4 = —	5 = + 1 = —	6 = +	5 = — 1 ist krank	3 = + 3 = —	5 = + 1 = —	6 = +
2. Kreis = 3 cm	6	6 = +	6 = +	6 = +	4 = — 2 = +	6 = +	6 = +	6 = +
3. Kreis = 6 cm	6	6 = +	6 = +	5 = + 1 = 0	6 = +	6 = +	6 = +	5 = + 1 = 0

Bezeichnung der Kreise nebst Angabe der Entfernung	Anzahl der Wurzeln in jedem Kreise	Glyzerinversuche			
		90 %	45 %	22,5 %	11,25 %
1. Kreis = ½ cm	6	5 = —, 1 = +	2 = +, 4 = —	5 = +, 1 = —	6 = +
2. Kreis = 3 cm	6	4 = +, 2 = —	6 = +	6 = +	6 = +
3. Kreis = 6 cm	6	6 = +	6 = +	4 = +, 2 = 0	2 = +, 4 = 0

Lupinus albus-Wurzeln wurden besonders oft bei den Versuchen angewendet, da dieselben sich wegen ihres geraden Wuchses und ihrer großen Empfindlichkeit für die tropistischen Reize gut eigneten. Versuche mit *Vicia sativa* ergaben indes noch bessere Resultate, während *Phaseolus multiflorus* und *Vicia faba major* weniger gut reagierten. Noch ist weiter zu bemerken, daß jeder Versuch mehrmals wiederholt wurde. Somit geben obige Tabellen nur Beispiele von den vielen, mit den verschiedensten Objekten ausgeführten Versuchen an. Die Ablenkung durch die verschiedensten Reizstoffe von der Vertikalstellung der Wurzeln schwankt zwischen 0 und 90 Grad. Eine Beeinträchtigung der Wachstumsschnelligkeit der Wurzeln trat nur bei Verwendung der hochkonzentrierten Lösungen von Alkohol und einigen anderen Stoffen ein.

Bei Anwendung von Gips, dessen Löslichkeit bei 20° C. ca. 1 Teil in 490 Teilen Wasser beträgt, läßt sich leicht ersehen, daß schon sehr geringe Stoffmengen genügen, um eine Krümmungsreaktion zu bewirken.

Infolge der geringen Löslichkeit des Gipses und der dadurch entstehenden, geringen Konzentration wird ebenso wie bei Kampfer immer nur eine positive Wurzelkrümmung hervorgebracht.

Tabelle 3 für Gips.

Versuchsobjekte: Wurzeln von *Lupinus albus*. Temperatur 25° C. Es ist bei den einzelnen Wurzeln 1—18 die Ablenkung von der Vertikalen in Bogengraden angegeben[1]). Die Wurzeln befanden sich in den in Kolumne 1 verzeichneten Abständen. Versuchsdauer 24 Stunden.

Abstand der Wurzeln von der Platte	○ Gipsplatte						
1,5 cm	1. + 25°		2. + 35°		3. + 50°		4. + 30°
3,5 cm		5. + 45°		6. + 35°		7. + 50°	
5,5 cm	8. + 30°		9. + 30°		10. + 50°		11. + 45°
8,5 cm		12. + 30°		13. + 20°		14. + 35°	
10 cm	15. + 30°		16. + 30°		17. + 10°		18. + 15°

Weiter ließ sich durch Versuche noch feststellen, daß dekapitierte Wurzeln ebenfalls reagierten. Wurde an den Wurzeln verschiedener Pflanzen der Spitzenteil bis zu 3 mm entfernt, so zeigte sich, daß dieselben noch ganz gut reagierten. Erst bei Wegnahme des 4. mm zeigten die Wurzeln niemals mehr eine tropistische Wurzelkrümmung.

Tabelle 4

Versuche mit dekapitierten und intakten Wurzeln von *Lupinus albus*. Versuchsdauer 20 Stunden. Temperatur 25° konstant im Wärmezimmer.

Bezeichnung der Wurzelkreise und Abstände	Nr. der Wurzeln	Mit Zucker 25 % — Länge der abgeschnittenen Spitze in mm	Ablenkung von der Vertikalen in Graden	Länge d. Wurzeln vor Anstellung d. Versuchs cm	Zuwachs innerhalb 20 Std. cm	Mit Chlornatrium 10 % — Länge der abgeschnittenen Spitze in mm	Ablenkung von der Vertikalen in Graden	Länge d. Wurzeln vor Anstellung d. Versuchs cm	Zuwachs innerhalb 20 Std. cm
1. Kreis	1	nicht abgeschnitten	+ 50	2,3	3,0	nicht abgeschnitten	+ 35	2,5	2,1
= ½ cm	2	„ „	+ 35	3,1	2,4	„ „	+ 30	2,7	2,0
von der	3	1 mm „	+ 50	2,6	2,1	1 mm „	+ 40	2,7	1,8
diosm.	4	2 mm „	+ 70	2,8	1,8	2 mm „	+ 30	2,5	1,2
Fläche	5	3 mm „	+ 30	2,8	0,7	3 mm „	+ 15	2,5	0,4
entfernt	6	4 mm „	+ 0	2,7	0	4 mm „	± 0	2,6	0

1) Es ist hierbei der Winkel gemessen, den man erhält, wenn man den Punkt, wo die Krümmung beginnt, mit der Wurzelspitze durch eine gerade Linie verbindet.

(Fortsetzung der Tabelle 4.)

Bezeichnung der Wurzelkreise und Abstände	Nr. der Wurzeln	Mit Zucker 25 % — Länge der abgeschnittenen Spitze in mm	Ablenkung von der Vertikalen in Graden	Länge d. Wurzeln vor Anstellung d. Versuchs cm	Zuwachs innerhalb 20 Std. cm	Mit Chlornatrium 10 % — Länge der abgeschnittenen Spitze in mm	Ablenkung von der Vertikalen in Graden	Länge d. Wurzeln vor Anstellung d. Versuchs cm	Zuwachs innerhalb 20 Std. cm
2. Kreis	7	nicht abgeschnitten	+ 60	3,0	2,3	nicht abgeschnitten	+ 50	2,3	1,5
= 3 cm	8	" "	+ 35	2,6	2,6	" "	+ 60	2,3	1,8
von der	9	1 mm "	+ 50	2,7	1,5	1 mm "	+ 45	2,8	1,5
diosm.	10	2 mm "	+ 40	2,9	1,0	2 mm "	+ 50	2,6	1,0
Fläche	11	3 mm "	+ 15	2,5	0,4	3 mm "	+ 35	2,3	0,4
entfernt	12	4 mm "	0	2,7	0	4 mm "	0	2,3	0
3. Kreis	13	nicht abgeschnitten	+ 30	2,7	2,3	nicht abgeschnitten	+ 30	2,5	1,8
= 6 cm	14	" "	+ 30	2,3	2,4	" "	+ 30	2,9	1,6
von der	15	1 mm "	+ 30	2,5	2,2	1 mm "	+ 20	2,6	1,2
diosm.	16	2 mm "	+ 20	2,3	1,4	2 mm "	+ 25	2,4	0,7
Fläche	17	3 mm "	+ 10	2,5	0,3	3 mm "	+ 25	2,4	0,3
entfernt	18	4 mm "	0	2,5	0	4 mm "	0	2,3	0

4. Folgerungen.

Aus den mitgeteilten Tatsachen geht hervor, daß eine inhomogene Verteilung von Stoffen eine tropistische Reaktion an Wurzeln bewirkt. Hierbei riefen alle Stoffe eine positiv gerichtete Krümmung hervor, d. h. die Wurzeln krümmten sich nach dem aus der Tonzelle diosmierenden Stoffe hin. Bei Anwendung konzentrierter Lösungen trat aber bei vielen Stoffen mit der Zeit eine entgegengesetzt gerichtete (negativ) tropistische Krümmung ein. Es wird dieses offenbar durch die allmähliche Steigerung der Konzentration verursacht, was sich auch daraus ergibt, daß die in größerer Entfernung von der Tonzelle aufgestellten Wurzeln sich entweder gar nicht oder doch erst später negativ chemotropisch krümmten.

So ist es auch zu verstehen, daß nur positiver Chemotropismus beobachtet wurde, wenn in die Tonzelle verdünntere Lösungen von Zucker, Chlornatrium usw. eingefüllt waren, und daß schwer lösliche Stoffe wie Kampfer und Gips nur positiv gerichtete Reaktionen hervorriefen.

Wie verschiedene Forscher feststellten, genügt bei den sehr sensiblen Mikroorganismen eine sehr geringe Menge eines guten Reizstoffes, um eine merkliche Reizreaktion auszulösen, während bei

schwächer wirkenden Reizstoffen ein größerer Stoffgehalt zur Erzielung einer merklichen Reizung nötig ist.

Ähnliche Erscheinungen, wie bei den niederen Organismen, machen sich nun auch bei den mit Wurzeln angestellten Versuchen geltend. So vermochte, wie schon gesagt, Kampfer, der in Wasser 1 : 1200 löslich ist, und ebenso Gips, dessen Löslichkeit in Wasser bei 20° 1 : 490 beträgt, nur positive Wurzelkrümmungen hervorzurufen. Gleiche Resultate wurden erhalten bei Anwendung von 2 – 10 % Chlornatriumlösung und von Rohrzuckerlösungen bis zu 50 %. Wie schon früher mitgeteilt, beläuft sich aber der Durchtritt für eine 2 %-Kochsalzlösung durch die Tonzelle auf 1 qcm berechnet auf 0,0013 g pro Stunde, während der Durchtritt bei einer 20 %-Kochsalzlösung unter gleichen Bedingungen = 0,0034 g beträgt. Zucker hingegen tritt langsamer durch die Tonzelle. Für eine 25 %-Rohrzuckerlösung wurde die Durchtrittsmenge pro Stunde auf 1 qcm berechnet = 0,0017 g festgestellt.

Schon mit Rücksicht auf die geringe Konzentration, die zu einer tropistischen Wurzelreaktion nötig ist, wird es wahrscheinlich, daß ein chemotropischer Einfluß, der also von der Stoffqualität abhängig ist, in Betracht kommt, daß also nicht eine osmotische Reizung vorliegt.

Letzteres wird auch dadurch erwiesen, daß zum Beispiel bei Kampfer eine viel geringere Molekularkonzentration zur Reizung ausreicht, als bei Zucker oder Chlornatrium; denn bei der geringen Löslichkeit des Kampfers (vgl. oben) tritt nur eine sehr geringe Menge Kampfer aus der Tonzelle in das umgebende Wasser. Diese Menge und ihre osmotische Wirkung ist aber viel geringer als die Menge von Zucker oder Chlornatrium, die aus der Tonzelle austreten, wenn in diese eine 5- bezw. eine 1,5-prozentige Lösung eingefüllt wird, d. h. Lösungen, die ungefähr die gleiche tropistische Reizung hervorrufen, wie sie bei Versuchen auftritt, in welchen sich in der Tonzelle gesättigtes Kampferwasser befindet. Die untersuchten Stoffe verhalten sich demnach spezifisch verschieden wirksam, d. h. sie wirken in äquimolekularen Lösungen qualitativ verschieden stark auf die Wurzeln ein.

Zur Charakterisierung der Reizwirkung und des Schwellenwertes von Kochsalz und Rohrzucker mag noch folgende Tabelle dienen:

Tabelle 5.

Versuchsobjekte = Wurzeln von *Vicia sativa*. Versuchsdauer = 24 Stunden. Temperatur 25° C. konstant.

Angabe der Gewichtsprozente im Volumen. In der Tonzelle Lösung 25° C.	Außenflüssigkeit im Glashafen (20 l fassend)	Wurzelabstände von der Tonzelle in cm angegeben. Je sechs Wurzeln im Kreis ½ cm	3 cm	6 cm
25% Na Cl	Leitungswasser 25° C.	6 = −	2 = +, 4 = −	6 = +
20% „	„	6 = −	5 = +, 1 = −	6 = +
15% „	„	1 = −, 5 = +	6 = +	6 = +
10% „	„	6 = +	6 = +	6 = +
5% „	„	6 = +	6 = +	6 = +
3% „	„	6 = +	6 = +	5 = +, 1 = 0
2% „	„	6 = +	6 = +	5 = +, 1 = 0
1,5% „	„	6 = +	2 = +, 4 = 0	4 = 0, 2 = + [1]
1% „	„	6 = 0	6 = 0	6 = 0
50% Rohrzucker	„	6 = +	6 = +	6 = +
25% „	„	6 = +	6 = +	6 = +
10% „	„	6 = +	6 = +	5 = +, 1 = 0
8% „	„	6 = +	6 = +	3 = +, 3 = 0
7% „	„	6 = +	6 = +	3 = +, 3 = 0
5% „	„	6 = +	2 = +, 4 = 0	6 = 0
4% „	„	6 = 0	6 = 0	6 = 0

Im Anschluß an vorstehende Tabelle sei aber nochmals betont, daß durch die Konzentration der in der Tonzelle befindlichen Lösung der reale Schwellenwert nicht bemessen wird, da ja die Wurzeln nur durch die aus der Zelle hervortretenden Stoffe gereizt werden. Die Konzentration und das Konzentrationsgefälle außerhalb der Tonzelle ist aber auch aus den früher schon angegebenen Zahlenwerten nur annähernd zu ersehen; denn außer der Diffusionsschnelligkeit wirken verschiedene Faktoren, so zB. Bewegung des Wassers durch Temperaturdifferenzen oder andere Einflüsse außerhalb auf das Konzentrationsgefälle.

Von großer Bedeutung ist, daß alle geprüften Stoffe eine tropistische Reaktion an den Wurzeln hervorbringen, auch Glyzerin, das, wie die Untersuchungen verschiedener Forscher[2]) an Bakterien ergaben, keine chemotaktische Reizung ausübt. Ebenso erzielte

1) Die Wurzelkrümmungen waren sehr schwach.

2) Pfeffer, a. a. O., 1888, p. 626. — Ders., Pflanzenphysiologie, II. Auflage, Bd. 2, p. 803. — Desgl. Rothert, Flora 1901, p. 409. — Desgl. Massart, Archives de Biologie, 1889, Bd. 9, p. 528.

Miyoshi[1]) mit Glyzerin an Pilzhyphen nur eine schwache positiv chemotropische Reaktion. Dagegen zeigen die in Tabelle 2 (p. 619) mitgeteilten Versuche, daß Glyzerin eine positive und bei höherer Konzentration eine negative tropistische Wirkung hervorruft.

Übrigens zeigten sich auch bei Bakterien nur wenige Stoffe als chemotaktisch unwirksam, deshalb ist es wohl möglich, daß fernerhin auch bei Wurzeln unwirksame Stoffe gefunden werden.

Bei genügend löslichen Stoffen und bei genügend starker Konzentration in der Außenflüssigkeit treten neben positiven auch negative Wurzelkrümmungen auf. Ob diese negativen Reaktionen als rein chemotropische oder osmotropische Effekte oder als Kombinationserfolge beider anzusehen sind, muß dahingestellt bleiben. Die fernerhin mitzuteilenden Erfahrungen mit gasförmigen Stoffen sprechen für das Vorkommen von negativem Chemotropismus.

Die Frage betreffend, ob die Wurzeln auf chemische Reize auch dann reagieren, wenn die untersuchten Stoffe der Außenflüssigkeit zugesetzt werden, ist zu sagen, daß, wie zu erwarten war, dann Abschwächung und Aufhebung der Wurzelreaktionen eintrat. Nähere Versuche, ob dabei ähnliche Beziehungen bestehen, wie sie für die chemotaktische Reizung von Mikroorganismen nachgewiesen sind, und wie sie im Weberschen Gesetz[2]) ausgesprochen werden, wurden nicht angestellt. Jedoch spricht für solche Beziehungen der Umstand, daß bei den in Wasser befindlichen Wurzeln der chemotropische Schwellenwert erreicht ist, wenn sich in der Tonzelle eine 1,5proz. Lösung von Chlornatrium befindet, während der gleiche Reizeffekt erst bei 7 % Chlornatrium eintritt, wenn als Außenflüssigkeit nicht reines Wasser, sondern eine 0,5proz. Chlornatriumlösung genommen wird.

D. Versuche in Luft.

a) Versuche mit Wurzeln.

In diesem Abschnitt soll gezeigt werden, daß wachsende Wurzeln und Sprosse, sowie Sporangienträger von Pilzen durch den einseitigen Angriff von Gasen zu tropistischen Krümmungen veranlaßt werden können.

Als erster war es Molisch[3]), wie schon in der Einleitung angegeben, der sich mit solchen Versuchen befaßte. Nach Abschluß

1) Miyoshi, Botan. Zeitung 1894, p. 17.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II Auflage, Bd. II, p. 814.

3) Molisch, Sitzungsbericht der Wiener Akademie 1884, Bd. 90, Abt. I, p. 111.

meiner Untersuchungen wurde eine Studie veröffentlicht, welche die Existenz des Aerotropismus in Frage stellt.

In dieser Arbeit von Miß Bennet[1]) werden die von Molisch gemachten Beobachtungen als hydrotropische Reaktionen gedeutet. Tatsächlich ist aber aus den von mir gemachten Beobachtungen die Existenz des Aerotropismus nur zu bejahen, zumal dekapitierte Wurzeln ebenfalls reagierten. Auch bei diesen Versuchen, wo es sich nur um Chemotropismus handeln kann, kommt es ebenfalls wieder darauf an, Konzentrationsdifferenzen der gasförmigen Körper und Luftarten auf entgegengesetzten Seiten der Wurzeln zu schaffen; denn nur durch ein Konzentrationsgefälle im Medium, also in der dampfgesättigten Luft, werden die chemotropischen Reizkrümmungen bedingt.

Als Chemotropica wurden von den Luftarten:

Sauerstoff, Kohlensäure und Wasserstoff,

von flüchtigen Stoffen:

Äther, Äthylalkohol, Methylalkohol, Aceton, Ammoniak, Terpentinöl, Petroleum, Essigsäure und Kampfer

angewendet.

1. Methodik.

Bei den Luftversuchen sind zwei Arten der Versuchsanstellung zu unterscheiden.

Einmal ließ ich die Gase aus einem mit dünnem Seidenstoff überzogenen Glaszylinder diffundieren, ohne daß eine Differenz des Gasdruckes im Zylinder vorhanden war (Interdiffusion). Bei anderer Versuchsanstellung wurden Gasströme gegen die Versuchsobjekte geleitet und so ein Gefälle hergestellt (Massenströmung).

Bei beiden Arten der Versuchsanstellung war es nötig, daß sich die Wurzeln dauernd in einem gleichmäßig dampfgesättigten Raume befanden.

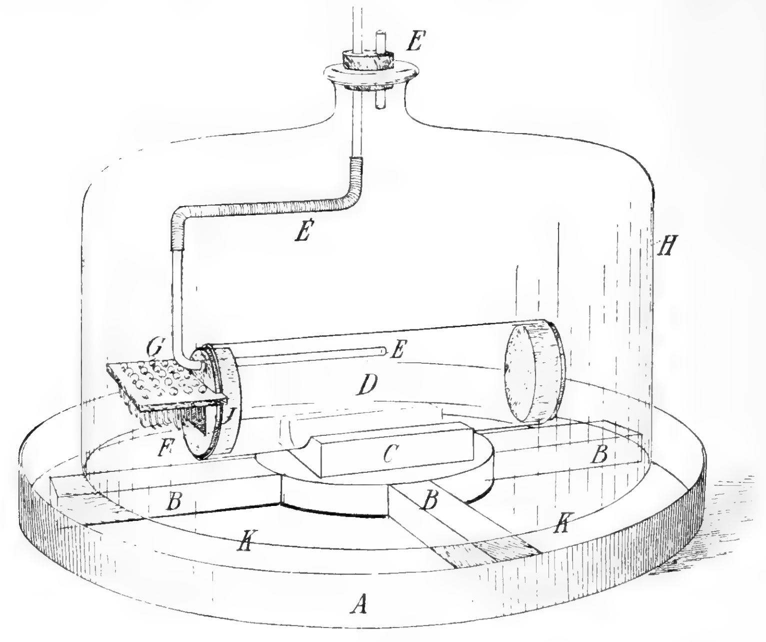
Bei den Versuchen kamen folgende Methoden in Anwendung:

1. nach Molisch (Figur 2).

Nach dem Vorgehen Molischs wurde ein Zylinder *D* von 30 cm Höhe und 12 cm Durchmesser durch eine Korkplatte *J* verschlossen, in der sich eine viereckige Öffnung *F* von 9 cm Länge und 4 ½ cm Höhe befand. Die Korkplatte wurde mittels Paraffin gedichtet. Zur Entfernung des Paraffingeruches wurde der Zylinder

1) Bennet, Are roots aerotropic? Botanical Gazette 1904, p. 241.

längere Zeit in Wasser gelegt. Nach dem Verschwinden des dem Paraffin immer mehr oder weniger anhaftenden Geruches, was durch die angegebene Methode sehr gut gelingt, wurde über die Öffnung des Korkes ein dünner Seidenstoff gezogen, der mit Paraffin an den Rändern auf dem Korke befestigt wurde. Über der Längsseite der mit Seidenstoff überzogenen Öffnung *F*, am Rande des Gefäßes *D*, wurde eine gebogene Glasröhre *E* durch den Kork *J*



Figur 2.

A Zinkblechwanne mit Wasser. *B* Holzkreuz in der Wanne, worauf die Glocke *H* ruht. *C* Träger aus Holz, worauf der Zylinder *D* ruht. *D* der mit Gas gefüllte Zylinder. *E* Zuleitungsröhre für Gase. *F* die mit Seidenstoff überzogene Öffnung des Verschlußkorkes *J*. *G* Korkplatte mit Löchern[1]), in denen die Wurzeln befestigt sind. *H* Geräumige Glocke mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegt. *J* Verschlußkork des Zylinders *D*, darin die Öffnung *F*. *K* Glockenrand der Glasglocke *H*.

bis mitten in das Gefäß *D* geleitet und einparaffiniert. Etwas unterhalb der Eintrittsstelle der Röhre *E* wurde eine mit vier Reihen Löchern versehene dünne Korkplatte *G*, 9 : 12 cm, parallel mit der langen Seite der Öffnung *F* mittels Siegellacks so befestigt, daß die Platte *G* mit der darunter befindlichen Zinkblechwanne *A* parallel stand, wenn der Zylinder horizontal (wie in der Figur 2 angegeben) gelegt war.

1) Der Zeichner hat versehentlich fünf Reihen von Keimlingen statt vier angebracht.

An den bereits genannten, in feuchten Sägespänen gezogenen Wurzeln von *Lupinus albus*, *Vicia sativa* usw. wurden, bevor sie in den Löchern der Korkplatte *G* mit Watte befestigt wurden, die Kotyledonen in Watte gehüllt, und die Wurzeln bis 7,5 mm von der Spitze mit feuchtem Seidenpapier umgegeben. Der ganze Apparat *D* wurde hierauf mit dem betreffenden Gase gefüllt und horizontal auf einen Träger *C* unter eine mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidete Glocke *H* gebracht. Die Glocke ruhte mit ihrem unteren Rande *K* auf einem Holzkreuze *B*, welches in der großen Zinkblechwanne *A* lag, und ließ so einen kleinen Zwischenraum zwischen der bis zu einer gewissen Höhe mit Wasser gefüllten Zinkblechwanne *A* und dem Glockenrande *K* frei. Zur Beobachtung der Wurzeln, die vertikal vor dem Spalte *F* in Entfernungen von 0,5, 2,5, 5 und 8 cm abwärts wuchsen, hatte ich ein Fenster im Filtrierpapier angebracht, um jederzeit beobachten zu können. Zur vollen Dampfsättigung unter der Glocke wurde der Abstand zwischen Glockenrand *K* und Wasserfläche in der großen Zinkblechwanne *A* mit feuchtem Filtrierpapier überdeckt, und die volle Dampfsättigung durch ein Haarhygrometer kontrolliert.

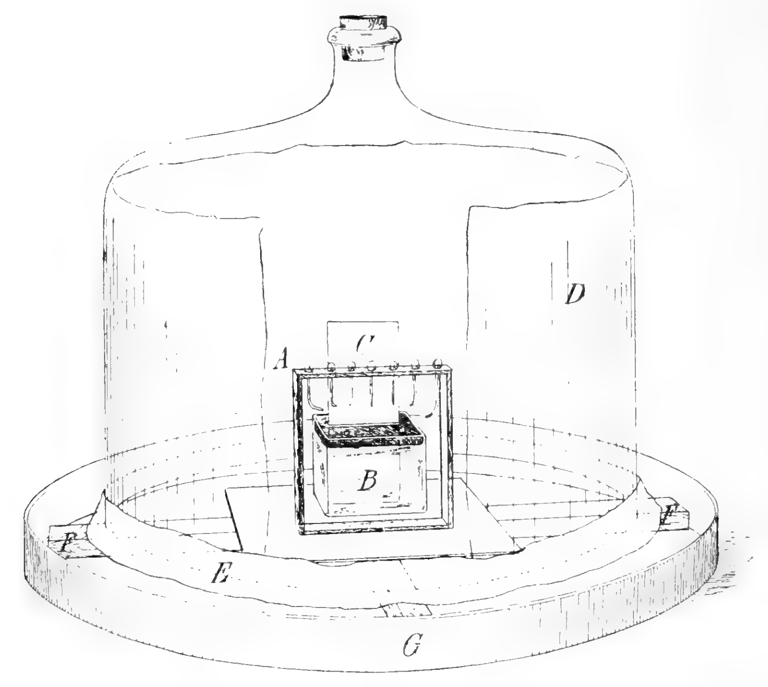
Die Füllung des Zylinders *D* mit dem Versuchsgase mußte während einer Versuchsdauer von 24 Stunden jedesmal nach 5 bis 6 Stunden wiederholt werden, was durch Zuleitung durch die Röhre *E* möglich war.

Das zu den Sauerstoffversuchen verwendete Gas wurde einer Bombe entnommen und zunächst durch zwei mit Bimsteinstückchen gefüllte U-Röhren, die mit Kalilauge befeuchtet waren, in einen Gasometer geleitet. Bei Versuchen mit Kohlensäure oder Wasserstoff wurde das bei ersterem aus Marmor und reiner Salzsäure, bei letzterem aus reinem Zink und verdünnter reiner Schwefelsäure erzeugte Gas in zwei Waschflaschen mit destilliertem Wasser gewaschen und dann direkt zur Füllung des Apparates verwandt. Hierbei ist aber zu beachten, daß die Luft unter der Glocke reicher an CO_2, O_2 usw. wurde, daß also in derselben die Konzentrationsdifferenz mit der Zeit abnahm.

Ferner wurde der oben beschriebene Apparat zu den mit Äther, Alkohol, Aceton usw. angestellten Interdiffusionsversuchen verwendet. Hierbei wurden die flüchtigen Stoffe in bestimmten Mengen in Wasser gelöst und die Mischung durch die Glasröhre *E* des Korkes in den Apparat gefüllt. Infolge der guten Verdichtung des Korkes konnte die bis nahe an die Öffnung *F* reichende Flüssigkeitsmenge nicht

herausfließen. Die Lage und Anordnung war sonst die gleiche, wie bei den mit Gasen ausgeführten Versuchen.

Ferner wurden in folgender Weise Versuche mit Äther, Alkohol, Aceton usw. angestellt, bei welchen die Wurzeln stets 5 cm von der Stoffquelle entfernt standen.



Figur 3.

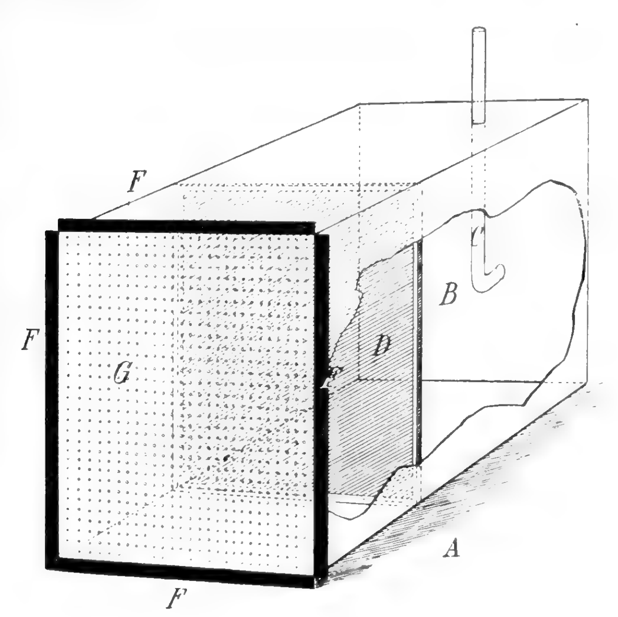
A Holzrahmen, auf dem sich die Wurzeln befinden. *B* Küvette aus Glas, durch Kork verschlossen, in welchem ein Spalt sich befindet. *C* die durch den Spalt in die Küvette *B* gestellte, mit Filtrierpapier überzogene Glasscheibe. *D* Glocke, mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet. *E* Filtrierpapierstreifen, welche den Abstand zwischen Glockenrand und Wasserfläche in der Zinkblechwanne *G* verdecken. *F* Holzkreuz, auf welchem die Glocke *D* ruht. *G* Zinkblechwanne, bis zu einer gewissen Höhe mit Wasser gefüllt.

Ein Holzrahmen *A*, dessen oberes Brett mit Löchern versehen war, in denen die Wurzeln befestigt wurden, wurde gegenüber einer Küvette *B* aufgestellt. Die Kotyledonen der Pflanzen wurden wie früher mit Watte umwickelt, und die Wurzeln bis 0,75 cm von der Spitze mit feuchtem Seidenpapier umgeben. Die bis zu $^3/_4$ ihrer Höhe mit der betreffenden Flüssigkeit gefüllte Küvette *B* von 12 : 12 : 3 cm wurde mit einem Kork verschlossen, in welchem sich ein Spalt von 10 cm Länge und 0,5 cm Breite befand. Durch

diesen wurde eine Glasscheibe *C* gestellt, die mit fünffachem Filtrierpapier überzogen war, welches bis auf den Grund der Küvette *B* reichte. Auf diese Weise standen also die Wurzeln parallel zu der mit Filtrierpapier überzogenen Glaswand in einem Abstand von 5 cm. Infolge der Kapillarität des Filtrierpapiers stieg die Flüssigkeit in die Höhe, und die gelösten Stoffe gingen somit dauernd in die Luft über und trafen so gegen die auf dem Rahmen befindlichen Wurzeln. Der ganze Apparat wurde unter einer geräumigen Glocke aufgestellt (siehe Fig. 3).

2. Versuche mit Gasströmen.

Bei Versuchen mit Massenströmung von Gasen wurden folgende Apparate verwendet:



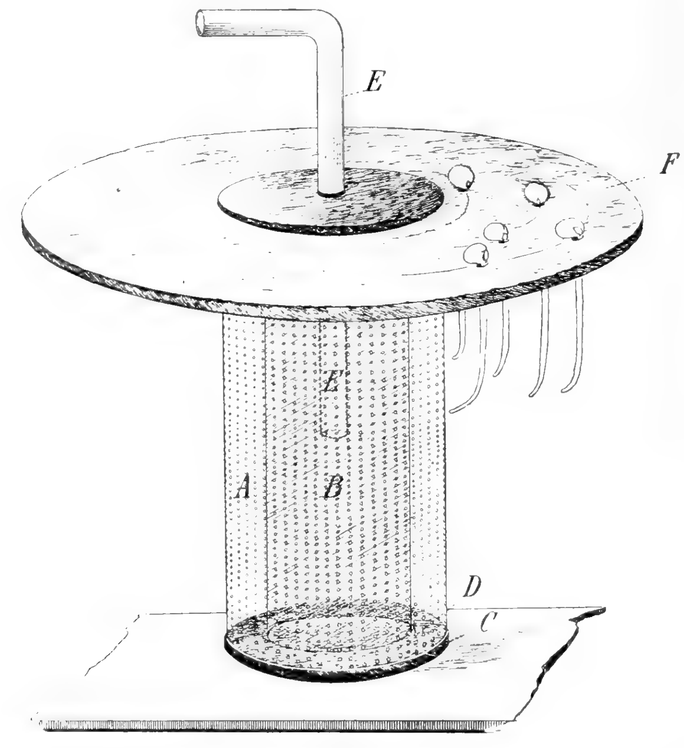
Figur 4.

A verstellbarer Tisch. *B* Zinkblechkasten. *C* Zuleitungsrohr für Gase. *D* auf einen Rahmen gespannter Seidenstoff. *F* umgebogener Rand des Zinkblechkastens. *G* Durchlochte Glimmerplatte.

In einem viereckigen Zinkblechkasten *B* von 10 : 10 : 8 cm war bis in die Mitte des Kastens eine Messingröhre *C* geführt, deren Ende der hinteren Wand zugebogen war. 6 cm von der Hinterwand entfernt, parallel dieser, war eine Wand aus Seidenstoff *D* mittels eines dichtschließenden Rahmens angebracht. Die offene

Vorderseite des Kastens B wurde darauf durch eine mit einer Nadel gleichmäßig durchlochte Glimmerplatte G geschlossen, die auf dem nach allen Seiten umgebogenen Rande F des Zinkblechkastens B mittels Siegellackes befestigt wurde.

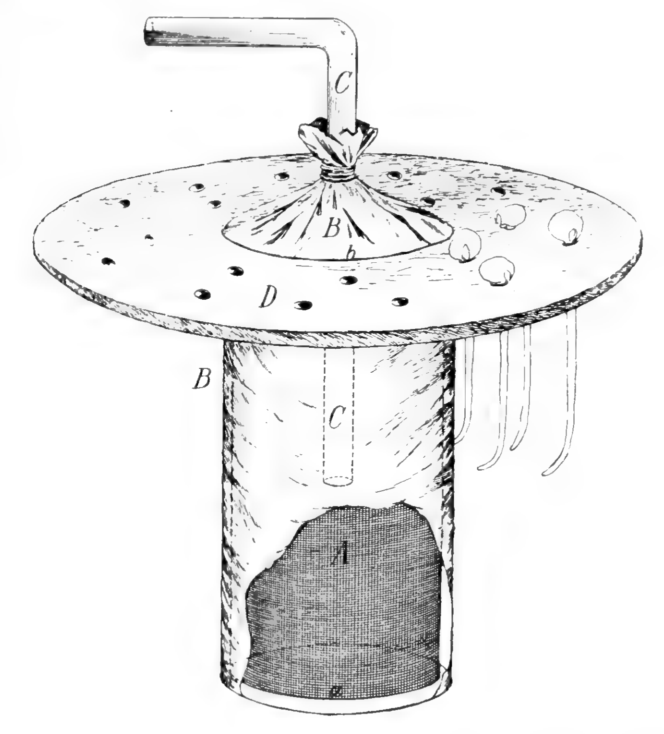
Ein anderer Apparat (siehe Fig. 5) wurde folgendermaßen hergestellt:



Figur 5.
A durchlochter Glimmerzylinder. B ein Seidenstoffzylinder, in ersterem befindlich. C Verschlußkork (oben nicht zu sehen). D 2 Korkringe, dazwischen der Seidenstoff geklemmt und auf die Verschlußkorke aufgeleimt. E Zuleitungsrohr. F Korkring mit 3 Reihen Löchern in verschiedenen Abständen.

Ein Glimmerzylinder A, 10 : 4 cm, wurde gleichmäßig durchlocht und unten mit einer Korkscheibe C verschlossen. In diesem Zylinder A stand ein zweiter Zylinder B aus Seidenstoff, welcher oben und unten zwischen je zwei Korkringen D eingeklemmt war. Letztere waren durch Kollodium gedichtet. Die beiden Korkringe waren oben und unten auf die Verschlußkorke C des Außenzylinders aufgeleimt. Zwischen beiden Zylindern A und B war ein Abstand

von 1 cm. Ferner führte eine Glasröhre *E* durch den oberen Verschlußkork des Zylinders *A* bis in die Mitte des Seidenzylinders *B*. Am oberen Rande des Glimmerzylinders *A* wurde ein Korkring *F* von 15 cm Durchmesser und 0,25 cm Stärke angebracht, der mit drei Reihen Löchern versehen war, in denen die Wurzeln mittels Watte befestigt wurden. Der Apparat wurde nun an der Glasröhre *E*, welche oben herausragte, mit einer Klemme gefaßt und an einem Stativ so aufgehängt, daß die Wurzeln parallel der durchlochten Glimmerfläche standen und vertikal abwärts gerichtet waren.



Figur 6.
A Drahtzylinder, bei *a* und *b* mit Blechscheiben zugelötet. *B* Sack aus dichtem Stoff. *C* Röhre zum Zuleiten der Gase. *D* Korkscheibe mit 3 Reihen Löchern versehen.

Außerdem wurden noch Versuche mit einem Zylinder angestellt, der aus feinmaschigem Draht (siehe Fig. 6) hergestellt war.

Derselbe war 12 cm hoch und 4 cm breit. Oben und unten war dieser Zylindermantel bei *a* und *b* mit runden Blechscheiben

zugelötet. Über diesen Drahtzylinder *A* wurde ein Sack *B* aus dichtem Seidenstoff gezogen. Durch die Mitte der oberen Blechscheibe *b* ragte eine Glasröhre *C* bis in die Mitte des Drahtzylinders *A* hinein, welche oben mittels Siegellackes befestigt war. Auch hier wurde ein Korkring *D* befestigt, der zur Aufnahme der Wurzeln diente.

3. Diskussion der Fehler.

Durch die kontinuierliche Interdiffusion resp. Massenströmung wird mit der Zeit der Konzentrationsabfall aufgehoben, und es bildet sich unter einer abgesperrten Glocke allmählich ein völlig homogenes Gasgemisch, wodurch die Bedingungen der tropistischen Reizung nach und nach verschwinden.

Gehen wir nun auf die nach der Molischschen Methode erzielten Erfolge etwas näher ein, so zeigt sich, daß bei den Kohlensäureversuchen zunächst eine schwache Zukrümmung eintritt, die aber bald durch Verringerung des Diffusionsgefälles im Medium zurückgeht, da sich, wie schon gesagt, eine homogenere Kohlensäureverteilung herausbildet. Es ist also Bedingung, ein Konzentrationsgefälle zu schaffen, welches möglichst lange annähernd konstant bleibt. Durch die folgende Versuchsanstellung ist ein ziemlich dauerndes Gefälle gesichert. In eine große, runde Blechwanne von 8 cm Höhe (siehe Fig. 2 und 3) wurde ein Holzkreuz gelegt. Hierauf wurde die mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidete Glasglocke gestellt. Unter letztere setzte ich die oben beschriebenen Apparate auf eine Holzscheibe, die in der Mitte des Holzkreuzes aufgenagelt war. Durch die so getroffene Anordnung wurde eine zu ansehnliche Häufung des Gases unter der Glocke vermieden, da zwischen Glockenrand und Wasserfläche in der Wanne ein gewisser Abstand blieb. Dieser wurde, um eine konstante Dampfsättigung des Glockenraumes zu erhalten, mit feuchtem Filtrierpapier überdeckt.

Zur Verstärkung des Konzentrationsgefälles wurde zur Absorption der Kohlensäure eine größere Schale mit 10proz. Kalilauge unter die Glocke gestellt. Eine höhere Konzentration der Kalilauge konnte nicht angewendet werden, da sonst die Dampfspannung unter der Glocke zu stark herabgedrückt worden wäre. Bei Versuchen mit Sauerstoff wurde unter die Glocke ein Gefäß mit Pyrogallol, Kalilauge und Wasser gebracht.

Bei den Interdiffusionsversuchen mit Sauerstoff, Kohlensäure usw. wird ferner ein Fehler dadurch herbeigeführt, daß sich die Menge des Versuchsgases im Zylinder ändert, und sich somit auch die Diffusionsmenge vermindert.

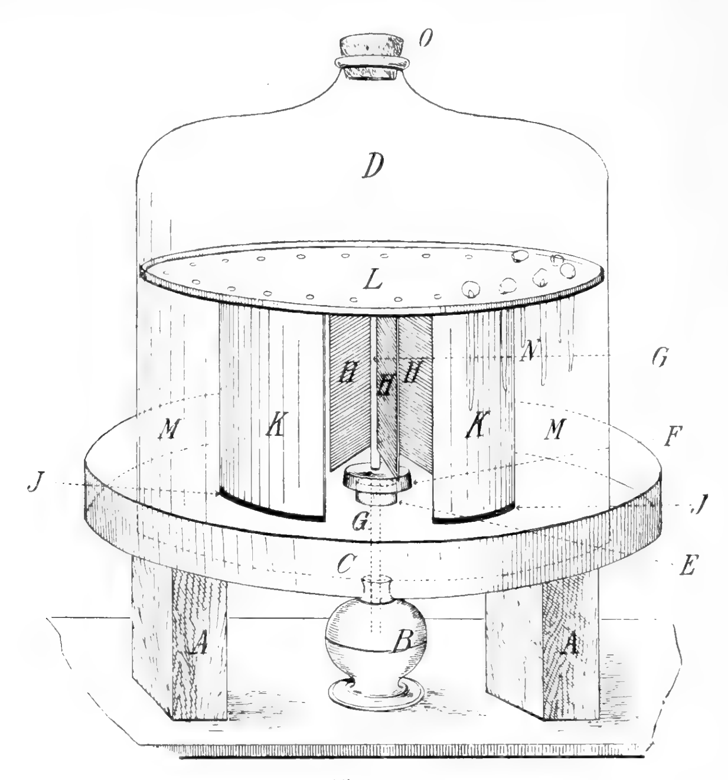
Bei Versuchen mit Alkohol, Äther, Aceton usw. wird dieser Fehler geringer, weil bei der großen Menge der eingefüllten Lösung die Konzentration dieser, und somit des Dampfes von Äther, Alkohol usw., im Zylinder nur langsam abnahm.

Bei Massenströmungsversuchen sind obige Fehler in gleicher Weise in Betracht zu ziehen. Zur Erzeugung eines Stromes von Sauerstoff wurde dieser aus dem Gasometer in einem langsamen Strome (25 Blasen in der Minute) durch den Zinkblechkasten mit der Glimmerplatte gegen die auf einer durchlochten Korkscheibe in verschiedenen Abständen stehenden Wurzeln geleitet (siehe Fig. 4). Die Aufstellung des Apparates war sonst die gleiche, wie bei den Interdiffusionsversuchen. Bei Versuchen mit Kohlensäure und Wasserstoff wurde der Zinkblechkasten mit der Glimmerplatte direkt mit dem Kohlensäure- resp. Wasserstoffapparat verbunden, und das Gas in zwei zwischengeschalteten Waschflaschen gewaschen. Auch hier betrug die Strömungsschnelligkeit der Gase zirka 25 Blasen in der Minute.

Bei Massenströmungsversuchen trat die Frage auf, ob etwa, analog wie beim Rheotropismus, ein tropistischer Effekt dadurch erzielt wird, daß ein dampfgesättigter Luftstrom eine Reizkrümmung hervorzubringen imstande ist.

Dieses ist aber faktisch nicht der Fall. Denn wenn man gegen die Wurzeln einen völlig dampfgesättigten Luftstrom wirken läßt, tritt keine Reaktionskrümmung ein, gleichviel ob sich die Luft nur langsam, 20 cm in der Sekunde, oder mit einer Schnelligkeit von 2 m in der Sekunde bewegt. Bei einem Teil dieser Versuche wurde der Luftstrom durch einen Stammerschen Aspirator oder ein Wassertrommelgebläse erzeugt und gegen die unter einem feuchten Zylinder befindlichen Wurzeln geleitet. Dadurch, daß die Luft lange Bleiröhren, welche im Wasser lagen, und dann lange Glasröhren mit nassen Bimsteinstücken passierte, wurde dafür gesorgt, daß dieselbe eine bestimmte Temperatur und volle Dampfsättigung annahm. Ist letztere nicht vorhanden, so tritt begreiflicherweise eine hydrotropische Krümmung ein, weil bei dem Einströmen in dampfgesättigte Luft die hydrotropischen Reizbedingungen geschaffen werden. Um das zu vermeiden, muß auch die Temperatur der zuströmenden Luft mit der im Versuchsraume genau übereinstimmen.

Das gleiche Resultat wurde auch erhalten, als mit Hilfe eines Apparates, dessen Konstruktion aus Fig. 7 und der Erklärung ersichtlich ist, unter einer Glocke eine konstant gerichtete Luftbewegung erzeugt wurde. Auf diese Weise befanden sich dann die Objekte in einer konstant dampfgesättigten Luft, die mit gewünschter Schnelligkeit gegen die feststehenden Wurzeln getrieben wurde.



Figur 7.

A Gestell aus Gipsdielen. *B* Elektromotor. *C* Zinkblechwanne, mit Wasser gefüllt. *D* In dieser steht die mit einem Kork *O* versehene Glasglocke *D*. *E* ein in der Mitte der Zinkblechwanne *C* aufgelöteter Ring aus Zinkblech, durch welchen die Achse *G* geht, an der die Windflügel *H* befestigt sind. *F* eine über den Ring *E* reichende Glocke aus Zinkblech, welche an der Achse *G* angelötet ist. Der untere Rand dieser Glocke reicht in das Wasser der Wanne *C* und bildet so den Abschluß der Wasserfläche mit der Luft in der Glocke *D*. *G* Achse (zentriert) mit den Windflügeln *H*. *J* aufgelöteter Rand aus Zinkblech, dient zum Festhalten des Zinkblechzylinders *K*. *K* der an einer Seite geöffnete Zinkblechzylinder. Durch den Ausschnitt tritt der Luftstrom, welcher durch die Windflügel erzeugt wird, in den Raum *M*. *L* eine mit einem flachen Rande versehene Zinkblechscheibe, welche mit einem flachen Zinkblechkranz auf der Unterseite versehen ist, der in den Zinkblechzylinder *K* hineinpaßt. *M* Raum zwischen dem Zinkblechzylinder *K* und der Glasglockenwand. *N* Wurzeln, deren Kotyledonen in Sägespänen in *L* eingebettet sind, und deren eigentliche Wurzeln in den Raum *M* hineinragen.

4. Mitteilung der Resultate.

Auch hier wurden die früher angegebenen Pflanzen, und besonders wieder die Wurzeln von *Lupinus albus*, verwandt. Die verschiedenen Versuche betrafen:

1. Die Einwirkung der Interdiffusion der Dämpfe von:

a) Äthylalkohol,	e) Ammoniak,
b) Methylalkohol,	f) Essigsäure,
c) Äther,	g) Terpentinöl,
d) Aceton,	h) Petroleum.

2. Die einseitige Einwirkung von Sauerstoff, Kohlensäure und Wasserstoff sowohl bei Interdiffusion als bei Massenströmung der Gase.

3. Die Einwirkung von Sauerstoff, Kohlensäure und Wasserstoffgas, so daß zwei Gasarten auf einmal aus entgegengesetzten Richtungen auf die Wurzeln strömten.

Tabelle 6.

Reaktionen und Wirkungen der Dämpfe verschiedener Stoffe bei verschiedenen Konzentrationen auf Wurzeln von *Lupinus albus*. Die Kolumne 2 gibt an, wie viel von dem Stoffe in dem Wasser in 100 Teilen gelöst ist. Der Abstand der Wurzeln von der Fläche beträgt 5 cm. Temperatur 18° C. Die Abweichungen der Wurzeln von der Vertikalen sind in Graden angegeben (Versuchsanstellung nach Fig. 3, p. 628).

Bezeichnung des Stoffes nach Nr. und Namen	Prozent-Angabe in 100 Teilen	Erfolg nach 12 Stunden, Ablenkung in Graden	Erfolg nach 24 Stunden, Ablenkung in Graden	Erfolg nach 48 Stunden, Ablenkung in Graden
1. Äthylalkohol	95	die Wurzeln starben nach 5—6 Std. ab	—	—
„	50	die Wurzeln zeigten gute positive Krümmungen	gute + Krümmungen bis 80°	werden krankhaft und sind nach 72 Std. tot
„	25	die Krümmungen waren schwächer als bei 50% Alkohol	gute + Krümmungen bis 50°	sehr gute + Krümmungen, 2 Wurzeln haben die Fläche erreicht und wachsen darauf weiter
2. Methylalkohol	50	gute + Krümmungen	gute + Krümmungen bis 90°	sind krank
„	20	geringere + „	gute + Krümmungen bis 60°	gute + Krümmungen bis 90°, einige Wurzeln sind bis an die Fläche herangewachsen.
„	10	schwache + „	gute + Krümmungen bis 50°	

(Fortsetzung der Tabelle 6.)

Bezeichnung des Stoffes nach Nr. und Namen	Prozent-Angabe in 100 Teilen	Erfolg nach 12 Stunden, Ablenkung in Graden	Erfolg nach 24 Stunden, Ablenkung in Graden	Erfolg nach 48 Stunden, Ablenkung in Graden
3. Äther-wasser	8	sind krank und krümmen wenig positiv	sind tot	—
"	4	gute + Krümmungen	sind krankhaft	sind tot
"	2	geringe + "	krümmen sehr gut + bis 90°	krümmen an die Fläche heran und wachsen nach 72 Std. in die Flüssigkeit hinein
"	1	ganz schwache + "		
4. Aceton	50	gute + Krümmungen	gute + Krümmungen bis 90°	sind krank
"	25	sehr gute + "		krümmen und wachsen sehr gut; versch. Wurzeln wachsen an der Fläche herab in die Flüssigkeit hinein und sind dabei gesund
"	12,5	gute + "		
"	5	schwache + "		
5. Ammoniak	0,2	starben nach 2 Std. ab	—	—
"	0,1	starben nach 5 Std. ab	sind tot	—
"	0,05	4 Wurzeln waren abgestorben während 3 Wurzeln + krümmten		
6. Essigsäure	5	gute + Krümmungen	sind tot	—
"	2,5	sehr gute + "	sind krankhaft	sind tot
"	1	schwächere + "	sehr gute + Krümmungen bis 90°	zeigen sehr gute + Krümmungen, doch wird das Wachstum sehr verringert
7. Terpentinöl	5 Tropfen auf 100 ccm	schwache Zukrümmungen	sind krankhaft	sind tot
8. Petroleum	konzentr.	schwellen keulenförmig an u. krümmen nicht	sind tot	—

Zu vorstehender Tabelle ist zu bemerken, daß zu jedem einzelnen Versuche 7 Wurzeln verwendet wurden, und zwar standen dieselben 5 cm von der Fläche entfernt in einer Reihe (siehe Fig. 3, p. 628).

Da die Dampfmenge und somit die Reizwirkung mit der Entfernung von der abgebenden Fläche abnehmen, so ist klar, daß bei den mit den Apparaten Fig. 2 und 3 ausgeführten Versuchen die seitlich stehenden Wurzeln schwächer reagieren. Es ist das unter anderm aus der folgenden Tabelle 7 zu ersehen, in welcher die Lage der Öffnung des Zylinders der Fig. 2 und, durch die Rechtecke, die Stellung der einzelnen Wurzeln vor der Öffnung des Zylinders angezeigt ist. Die Zahlen in der Tabelle geben die Ablenkung der Wurzeln von der Vertikalrichtung in Graden an.

Tabelle 7.

Versuchsobjekte = Wurzeln von *Lupinus albus*.
Versuchsdauer = 12 Stunden. Äthylalkohol 50 %.

Abstand der Wurzel von der Fläche	Kork	Öffnung des Zylinders nach Molisch, mit Seidenpapier überzogen		Kork
½ cm	+ 35°	— 25°	— 25°	+ 25°
2,5 cm	+ 20°	— 10°	+ 15°	
5 cm	+ 40°	+ 50°	+ 45°	+ 45°
8 cm	+ 20°	+ 30°	+ 30°	

Wie **Molisch** angibt, erzielte er bei Anwendung von Sauerstoffinterdiffusion positive Krümmungen. Diese Angaben kann ich nur bestätigen und füge noch hinzu, daß auch bei einem Sauerstoffstrom stets eine positive Wurzelreaktion erhalten wurde.

Tabelle 8.

Für Sauerstoffinterdiffusion und Sauerstoffstrom. Versuchsobjekte = Wurzeln von *Lupinus albus*. Temperatur 18° C.

Abstände von der Quelle in cm	Sauerstoffinterdiffusion mit Zylinder nach Molisch; Fig. 2, p. 626				
	nach 1 Stunde	nach 12 Stunden	nach 24 Stunden	Abweichung von der Vertikalen	Bemerkungen
½ cm	4 = +	4 = +	4 = +	bis 40°	die Wurzeln waren an die Fläche herangewachsen
2,5 „	2 = + 1 = 0	3 = +	3 = +	bis 50°	Zuwachs sehr bedeutend, 3—4 cm innerhalb 24 Stunden
5 „	4 = 0	3 = + 1 = 0	4 = +	bis 60°	
8 „	3 = 0	1 = + 2 = 0	2 = + 1 = 0	bis 25°	

Abstände von der Quelle in cm	Sauerstoffströmung mit Zinkblechkasten mit Glimmerplatte; Fig. 4, p. 629				
	nach 1 Stunde	nach 12 Stunden	nach 24 Stunden	Abweichung von der Vertikalen	Bemerkungen
½ cm	4 = +	4 = +	4 = +	bis 40°	die Wurzeln waren an die Fläche herangewachsen
2,5 „	4 = +	4 = +	4 = +	bis 70°	Zuwachs innerhalb 24 Stunden 2—4 cm
5 „	4 = +	4 = +	4 = +	bis 90°	
8 „	2 = + 2 = 0	4 = +	4 = +	bis 50°	

Mit Kohlensäure erhielt ich Resultate, die von den Molischschen Angaben etwas abweichen. In der Nähe der Kohlensäurequelle trat bei den von mir untersuchten Objekten, ebenso wie es Molisch fand, zunächst eine schwache positive Krümmung ein, die aber allmählich unter Wachstumsverzögerung in eine negative überging. Bei solchen Wurzeln, die weiter von der Kohlensäurequelle entfernt standen, ließ sich nur positive Krümmung erkennen. In noch größerer Entfernung war zunächst keine und erst nach Verlauf von zirka 5 Stunden eine schwach positive Krümmung zu bemerken. Gegenüber der Einwirkung eines Kohlensäurestromes verhielten sich die Wurzeln ähnlich; nur traten die Reaktionen früher ein und waren viel stärker.

Tabelle 9.

Mit Kohlensäureinterdiffusion durch den Molischschen Zylinder. Temperatur 18° C. Versuchsdauer 12 Stunden.

Abstände der Wurzeln von der Fläche in cm angegeb.	*Lupinus albus*				*Vicia sativa*			
	nach 1 Std.	nach 6 Std.	nach 12 Std.	Abweichung der Wurzeln von der Vertikalen in Graden bis zu	nach 1 Std.	nach 6 Std.	nach 12 Std.	Abweichung der Wurzeln von der Vertikalen in Graden bis zu
½ cm	4 = +	2 = + 2 = —	1 = + 2 = — 1 = 0	— 30° + 20°	4 = +	3 = —; 1 = + ist krank	3 = — 1 = +	+ 10° — 25°
2,5 „	3 = +	3 = +	3 = +	+ 50°	3 = +	3 = +	3 = +	+ 50°
5 „	4 = 0	4 = +	4 = +	+ 45°	3 = + 1 = 0	4 = +	4 = +	+ 60°
8 „	3 = 0	1 = + 2 = 0	3 = +	+ 35°	2 = + 2 = 0	3 = +	3 = +	+ 45°
	Pisum sativum				*Zea mais*			
½ cm	3 = + 1 = —	3 = — 1 = +	3 = — 1 = +	+ 40° — 35°	2 = + 2 = —	3 = — 1 = +	4 = —	— 25°
2,5 „	2 = + 1 = 0	3 = +	3 = +	+ 35°	2 = + 1 = —	1 = — 2 = +	1 = — 2 = +	+ 65°
5 „	4 = 0	4 = +	4 = +	+ 40°	3 = + 1 = 0	4 = +	4 = +	+ 50°
8 „	1 = — 2 = 0	2 = + 1 = 0	3 = +	+ 25°	2 = 0 1 = +	3 — +	3 — +	+ 35°

Tabelle 10.

Strömende Kohlensäure durch den Zinkblechkasten (siehe Fig. 4, p. 629).
Versuchsdauer 24 Stunden. Temperatur 18° C.

Abstände der Wurzeln von der Fläche in cm angegeb.	*Lupinus albus*					*Vicia sativa*				
	nach 1 Std.	nach 6 Std.	nach 12 Std.	nach 24 Std.	Abweichung der Wurzeln von der Vertikalen in Graden bis zu	nach 1 Std.	nach 6 Std.	nach 12 Std.	nach 24 Std.	Abweichung der Wurzeln von der Vertikalen in Graden bis zu
½ cm	2 = — 1 = + 1 = 0	4 = —	4 = —	4 = —	— 35°	4 = —	4 = —	4 = —	4 = —	— 45°
2,5 "	3 = +	3 = +	3 = +	2 = + 1 = —	+ 40° — 10°	3 = +	3 = +	3 = +	3 = +	+ 25°
5 "	4 = +	4 = +	4 = +	4 = +	+ 70°	4 = +	4 = +	4 = +	4 = +	+ 90°
8 "	2 = + 1 = 0	3 = +	3 = +	3 = +	+ 50°	2 = + 1 = 0	3 = +	3 = +	3 = +	+ 60°

Um auf Wurzeln zwei strömende Gase von entgegengesetzter Richtung wirken zu lassen, wurden die Versuchsobjekte zwischen zwei der in Fig. 4, p. 629 abgebildeten Apparate gebracht. Dabei wurden die Gasströme gleich, d. h. so reguliert, daß etwa 25 Gasblasen in der Minute durch die Waschflaschen schlugen.

Die Erfolge entsprechen durchaus den Erwartungen. Strömen z. B. Sauerstoff und Kohlensäure gegeneinander, so pflegen sich die der Ausströmungsfläche näheren Wurzeln zunächst sowohl gegen den Sauerstoff, als gegen die Kohlensäure positiv zu krümmen. Mit der Zeit treten dann zumeist gegenüber der Kohlensäure einige negative Krümmungen auf, und in der Regel macht sich die Wirkung des Sauerstoffs damit bemerkbar, daß alle Wurzeln sich nach dem Sauerstoff positiv krümmen, daß also die chemotropische Wirkung der verdünnteren Kohlensäure nicht zur Geltung kommt.

Läßt man Sauerstoff und Wasserstoff gegeneinander wirken, so erhält man nur positiv nach dem Sauerstoff gerichtete Krümmungen. Es rührt dieses offenbar daher, daß der Wasserstoff an sich keine Reizwirkung ausübte.

Die im vorstehenden erwähnten Resultate bezogen sich auf intakte Wurzeln. Aus den folgenden Tabellen sind ferner die Einwirkungen zu ersehen, die von einem der genannten Gase sowohl bei Interdiffusion als bei Massenströmung an dekapitierten Wurzeln hervorgerufen werden.

Tabelle 11.

Versuch mit dekapitierten Wurzeln von *Lupinus albus*.
Versuchsapparate: Zylinder nach Molisch (siehe Fig. 2, p. 626) und Zinkblechkasten mit Glimmerplatte (siehe Fig. 4, p. 629). Versuchsdauer 12 Stunden.

Bezeichnung der Wurzeln nach fortlauf. Nummern	Wurzelabstände von der Fläche	Angabe des dekapitierten Spitzenteiles in mm	Diffundierender Sauerstoff		Diffundierende Kohlensäure		Strömender Sauerstoff		Strömender Wasserstoff	
			Bezeichnung der Krümmung	Angabe der Abweichung in Graden	Bezeichnung der Krümmung	Angabe der Abweichung in Graden	Bezeichnung der Krümmung	Angabe der Abweichung in Graden	Bezeichnung der Krümmung	Angabe der Abweichung in Graden
1	½ cm	1 mm	+	45°	—	—30°	+	40°	—	—10°
2		2 „	+	35°	—	—30°	+	15°	0	0
3		3 „	+	20°	+	+10°	+	25°	—	—15°
4		4 „	0	0	0	0	0	0	0	0
5	2,5 cm	1 „	+	60°	+	+25°	+	90°	0	0
6		2 „	+	60°	+	+35°	+	70°	0	0
7		3 „	+	20°	+	+45°	+	30°	0	0
8	5 cm	1 „	+	55°	+	+70°	+	60°	0	0
9		2 „	+	60°	+	+50°	+	50°	0	0
10		3 „	+	30°	+	+20°	+	30°	0	0
11		4 „	0	0	0	0	0	0	0	0
12	8 cm	1 „	+	35°	+	+30°	+	45°	0	0
13		2 „	+	30°	+	+45°	+	30°	0	0
14		3 „	0	0	+	+10°	+	10°	0	0

Tabelle 12.

Versuch mit dekapitierten Wurzeln von *Lupinus albus*. Versuchsapparat Nr. 3 (p. 628). Zimmertemperatur 18° C.

Bezeichnung des Stoffes	Angabe des abgeschn. Spitzenteiles in mm	Abstand von der verdampf. Fläche	Bezeichnung der + und indifferenten Krümmungen	Abweichung der Wurzel von der Vertikalen in Graden	Bemerkungen
Äthylalkohol 50 %	1 mm	5 cm	7 = +	70°	Die seitlich der Fläche stehenden Wurzeln krümmen ganz schwach
	2 „	5 „	6 = +, 1 = 0	50°	
	3 „	5 „	4 = +, 3 = 0	20°	
	4 „	5 „	7 = 0	0	
Ätherwasser 4 %	1 mm	5 cm	7 = +	90°	Die seitlich der Fläche stehenden Wurzeln krümmen ganz schwach
	2 „	5 „	7 = +	75°	
	3 „	5 „	5 = +, 2 = 0	30°	
	4 „	5 „	5 = 0, 2 = +	30°	

5. Diskussion der Versuche mit Wurzeln.

Aus obigen Versuchen geht hervor, daß sowohl mit Gasen als mit flüchtigen Stoffen Reizkrümmungen erzielt wurden. Diese sind chemotropische, denn dieselben traten auch dann ein, wenn der Raum dampfgesättigt war. Ebenso beweisen die Versuche mit dekapitierten Wurzeln, daß es sich nicht um Hydrotropismus handeln kann, denn dieser wird, wie verschiedene Autoren[1]) feststellten, nur in der Wurzelspitze perzipiert.

Ebenso war aber auch, wie gezeigt wurde, durch Luftströmung als solche kein tropistischer Erfolg zu erreichen.

Also kann es sich ebensowohl bei Interdiffusion als auch da, wo Konzentrationsgefälle durch Strömung mit Gasen unterhalten wurden, nur um chemotropische Effekte handeln.

Allerdings wird in einer Arbeit von Miß Bennet[2]), die nach Abschluß meiner Versuche erschien, die tropistische Reizung durch Gase wie Sauerstoff und Kohlensäure geleugnet und der Erfolg der Versuche von Molisch auf Hydrotropismus geschoben. Offenbar liegt hierbei aber ein Irrtum vor. Die Ursache liegt wohl darin, daß die von Bennet verwendeten Membranen nicht genügend Gas durchließen, denn faktisch habe auch ich mit solchen Membranen keine tropistischen Reaktionen erhalten. Inwieweit mit dem anderen von Miß Bennet[3]) benutzten Apparat Erfolge zu erzielen sind, muß dahingestellt bleiben.

b) Versuche mit Sprossen.

Auch hier wurden mit sämtlichen angeführten Stoffen Versuche angestellt und gefunden, daß die in kleinen Holzkästchen von 6 : 6 : 5 cm in Erde wachsenden Pflänzchen von *Triticum vulgare, Avena sativa, Brassica napus, Sinapis alba, Vicia sativa* auf Sauerstoff, Kohlensäure und Wasserstoff, sowohl bei Interdiffusion als Massenströmung, nicht reagierten; während dieselben Versuchsobjekte, vor die Öffnung eines Zylinders nach Molisch gestellt, auf flüchtige Stoffe mit einer Reizkrümmung antworteten.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, p. 605. Desgl. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, 1881, p. 154. Desgl. Rothert, Flora 1894, Ergänzungsbd., p. 208. Desgl. Molisch, Sitzungsbericht der Wiener Akademie, 1883, Bd. 88, Abt. I, p. 897. Desgl. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., 1900, Bd. XXXV, p. 316.

2) Miß Bennet, Are roots aerotropic. Botanical Gazette, 1904, p. 212.

3) a. a. O., p. 249, Fig. 3.

Die Versuchsanstellung war folgende:

Die in kleinen Holzkästchen in verschiedenen Abständen stehenden Sprosse wurden in dem Apparate Fig. 2 so aufgestellt, daß sie vor die Öffnung (*F*) zu stehen kamen, aus welcher die Dämpfe hervortraten. Über alles wurde wieder die mit Filtrierpapier ausgekleidete Glocke gestellt, die auf dem Holzkreuz in der Zinkblechwanne aufstand und so einen Zwischenraum zwischen Glocke und Wasser freiließ, der mit feuchtem Filtrierpapier bedeckt war.

Die Pflanzen, welche eine Länge von 1—2 cm hatten, zeigten innerhalb 12 Stunden folgende Reaktionen:

Tabelle 13.

Brassica napus	gegen	8 %	Ätherwasser,	wurde krank.
„ „	„	4 „	„	negative Krümmungen.
„ „	„	2 „	„	„ „
„ „	„	1 „	„	fast keine negativen Krümmungen.
„ „	„	90 „	Alkohol,	die Sprosse wurden sehr schnell krank.
„ „	„	50 „	„	negative Krümmungen.
„ „	„	25 „	„	„ „
„ „	„	10 „	„	fast keine negativen Krümmungen.
„ „	„	5 „	„	keine Reaktion.

Die mit *Avena* und *Triticum* angestellten Versuche ergaben dieselben Resultate, jedoch fielen die Reaktionen geringer aus.

Die Sprosse weichen also darin von den Wurzeln ab, daß bei diesen bei mäßiger Einwirkung eine positive, bei stärkerer Einwirkung der Dämpfe eine negative Krümmung erhalten wird, während die Stengel in allen Fällen nur eine negativ gerichtete Reaktion ergaben. Da diese erst bei höherer Konzentration der Dämpfe eintrat, so ist es begreiflich, daß mit der Reaktion zumeist eine merkliche und zum Teil ansehnliche Wachstumshemmung verknüpft war.

Eine weitere Differenz gegen die Wurzeln besteht darin, daß diese, aber nicht die Sprosse, durch Kohlensäure und Sauerstoff zu tropistischen Krümmungen veranlaßt werden. Denn in allen Experimenten, auf die ich hier nicht näher eingehe, wurde bei einseitiger Einwirkung der genannten Gase keine Krümmungsreaktion erzielt.

c) Versuche mit Sporangiumträgern von *Phycomyces*.

Der in Reinkulturen auf Rübenschnitten gezogene Pilz wurde, nachdem er Fruchtträger gebildet hatte, abgeschnitten. Die zweiten

kräftigeren, durch eine durchlochte Glimmerplatte wachsenden Fruchtträger wurden dann als Objekte benutzt.

Die Versuchsanordnung war dieselbe wie bei den Sprossen (vgl. Fig. 2).

Tabelle 14.

Phycomyces	*niteus,*	gegen	4 %	Ätherwasser,	keine	Krümmungen.
"	"	"	2 "	"	"	"
"	"	"	1 "	"	"	"
"	"	"	50 "	Alkohol	"	"
"	"	"	25 "	"	"	"
"	"	"	10 "	"	"	"

Gase wie Sauerstoff usw. bewirkten ebenfalls keine Krümmungen. In gleicher Weise bewirkten Luft im Zylinder nach Molisch und Luftströme, sobald die Bedingung der Dampfsättigung erfüllt war, niemals eine Krümmung der Sporangienträger.

Diese negativen Resultate mit *Phycomyces* sind ein beachtenswertes Argument für eine spezifisch differente Sensibilität. Zudem ist *Phycomyces* sehr hydrotropisch. Diese Erscheinung ist ein weiterer Beweis, daß es sich bei den vorher erwähnten Versuchen im Dampfraume nicht um Hydrotropismus handeln kann.

d) Allgemeine Betrachtungen.

Aus den mitgeteilten Versuchen mit Gasen und Dämpfen ist zu ersehen, daß die tropistische Sensibilität gegenüber den Agentien in spezifisch verschiedener Weise ausgebildet ist. Denn, während die Wurzeln gegenüber Gasen und Dämpfen in ausgezeichneter Weise reagieren, wurde bei Sprossen wohl eine tropistische Reizung durch die Dämpfe verschiedener Stoffe, nicht aber durch Sauerstoff und Kohlensäure beobachtet und bei *Phycomyces* verhielten sich die Sporangienträger sowohl gegen Dämpfe wie gegen Sauerstoff und Kohlensäure indifferent.

Bei den Wurzeln wurde durch alle untersuchten Dämpfe und Gase eine tropistische Reizung erzielt. Jedoch wirkt augenscheinlich der Wasserstoff nicht direkt, sondern dadurch als Reiz, daß er bei einseitigem Angriff in der Luft ein Sauerstoffgefälle und hierdurch eine tropistische Reizung hervorruft.

Mit den Wurzeln wurde auch bei Versuchen in Wasser mit allen geprüften Stoffen eine tropistische Reizung erhalten. Diese wird durch die flüchtigen Stoffe (soweit sie in Wasser löslich sind) also sowohl bei Einwirkung in Dampfform, als auch im gelösten

Zustande hervorgerufen, wie zB. die Versuche mit Alkohol, Äther und Essigsäure zeigen. Wenn bis dahin in Wasser durch Kohlensäure und Sauerstoff kein Erfolg erzielt wurde, so dürfte dieser darin liegen, daß bei den bezüglichen Versuchen nicht die zur Reizschwelle nötige Konzentration erreicht wurde. Das ist um so mehr zu vermuten, als die Stoffe, die in Wasser nur in mäßiger Menge löslich sind, auch in Gasform erst bei ziemlicher Dichte eine tropistische Reizung hervorrufen.

Jedenfalls sind wir berechtigt, alle diese von der spezifischen Qualität des Stoffes abhängigen tropistischen Reizungen als Chemotropismus[1]) zu bezeichnen, gleichviel, ob sie durch die inäquale Verteilung gelöster oder gasförmiger Stoffe auslösend wirken. Jedoch ist es auch erlaubt, bei Versuchen mit Gasen und Dämpfen von Aerotropismus zu reden.

Daß es sich aber bei diesen Versuchen um eine von der Qualität der Stoffe abhängige, also um eine chemotropische und nicht um eine osmotropische Reizung handelt, ist schon hervorgehoben worden. Bei den Versuchen mit Gasen und Dämpfen im Dampfraum ist dieses eigentlich selbstverständlich, und zudem wirken verschiedene flüchtige Stoffe offenbar schon bei sehr geringer Dampfmenge. Ebenso steht auch die Reizwirkung gelöster Stoffe durchaus nicht im Verhältnis zu ihrer osmotischen Leistung, wie früher dargetan wurde (siehe p. 622). Wenn bis dahin durch jeden in genügender Menge löslichen Körper bei den Versuchen mit Wurzeln in Wasser ein Reizerfolg beobachtet wurde, so ist damit nicht ausgeschlossen, daß fernerhin indifferente Stoffe aufgedeckt werden. Ohnehin scheint ja der Wasserstoff an sich keine Reizwirkung auszuüben.

E. Wurzeln in Erde resp. Sägespänen.

Ebenso wie in Luft, treten auch in Erde resp. Sägespänen resultierende Bewegungen ein, wenn neben der chemotropischen Reizung zugleich durch inäquale Verteilung der Feuchtigkeit eine hydrotropische Reizung stattfindet. Letztere ist aber bei den Versuchen in gleichmäßig feuchter Erde resp. Sägespänen ausgeschlossen, die wir zunächst behandeln.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, p. 581.

1. Methodik.

Zu den Versuchen mit diffundierenden Gasen und flüchtigen Stoffen wurde ein Zylinder nach Molisch verwendet (siehe Fig. 2). Der Zylinder wurde in der früher (p. 627) beschriebenen Weise mit dem Versuchsgase gefüllt, mit Keimlingen beschickt und dann in einen großen Kasten von 80 cm Länge und 50 cm Breite, mit mittelfeuchter Erde resp. Sägespänen gefüllt, 10 cm tief eingebettet. Hervorheben will ich noch, daß die Feuchtigkeitsverteilung in der Erde resp. den Sägespänen ganz gleichmäßig war. Durch Bedecken des eingebetteten Apparates mit einer großen, feuchten Glocke wurde eine Veränderung der gleichmäßigen Feuchtigkeit verhindert.

Bei flüchtigen Stoffen wurden die Lösungen derselben (siehe p. 627) in den Zylinder getan. Bei den Versuchen mit strömenden Gasen verwendete ich einen Zinkblechkasten mit Glimmerplatte (siehe Fig. 4), der in diesem Falle mit derselben Erde resp. Sägespänen gefüllt wurde, in die er eingebettet wurde. Es geschah dieses, um eine hydrotropische Reizung durch inäquale Verteilung der Feuchtigkeit zu verhindern. Im übrigen war die Wurzelanordnung genau dieselbe, wie die bei den im dampfgesättigten Raume angestellten Versuchen. Die feuchten Gase wurden im schwachen Strome, 25 Blasen in der Minute, durch den Zinkblechkasten geleitet.

2. Resultate in Erde resp. Sägespänen.

In folgenden Tabellen sind die Resultate für Wurzeln in gleichmäßig feuchter Erde resp. Sägespänen zusammengestellt.

Tabelle 15.

Versuchsdauer 12 Stunden. Versuchsapparat = Zylinder nach Molisch, s. Fig. 2.
Versuchsobjekte: *Lupinus albus.* Temperatur 19° C.

Bezeichnung der Stoffe	Abstände von der Seitenfläche	Anzahl der Wurzeln, die sich positiv oder negativ krümmen
Alkohol 25 %	½ cm entfernt	4 = —
	2,5 cm "	3 = +
	5 cm "	4 = +
	8 cm "	2 = +, 1 = 0
Ätherwasser 4 %	½ cm "	3 = —, 1 = +
	2,5 cm "	2 = +, 1 = —
	5 cm "	4 = +
	8 cm "	3 = +

Bei Anwendung von Kampfer wurden 14 Wurzeln geprüft. Von diesen reagierten 10 = +, 4 = 0. Gegen andere Stoffe, wie Methylalkohol usw., verhielten sich die Wurzeln analog, wie gegen Äther usw.

Tabelle 16.

Versuchsobjekte: *Lupinus albus*. Versuchsdauer: 12 Stunden. Temperatur 20° C. Diese Tabelle dient zur Feststellung der Reaktionen sowohl bei Interdiffusion als bei Massenströmung der Gase in gleichmäßig feuchter Erde.

Name des Stoffes	Abstände der Wurzeln von der Fläche in cm	Gase aus dem Zylinder diffundierend	Gase aus dem Zinkblechkasten (Fig. 4) strömend	Bemerkungen
		Anzahl der positiven u. negativen Krümmungen		
Sauerstoff	1/2	4 = +	4 = +	Die Abweichungen von der Vertikalstellung der Wurzeln sind stärker, wenn sie durch den Gasstrom, als dann, wenn sie durch Interdiffusion hervorgebracht sind.
	2,5	3 = +	3 = +	
	5	4 = +	4 = +	
	8	2 = +, 1 = 0	3 = +	
Kohlensäure	1/2	1 = +, 3 = —	4 = —	
	2,5	2 = +, 1 = —	2 = +, 1 = —	
	5	4 = +	4 = +	
	8	3 = +	3 = +	
Wasserstoff	1/2	2 = —, 2 = 0	1 = —, 3 = 0	
	2,5	3 = 0	3 = 0	
	5	4 = 0	4 = 0	
	8	3 = 0	3 = 0	

Analoge Resultate wie im dampfgesättigten Raume wurden erhalten, wenn wir in Erde zwei Gase in der früher (p. 639 usw.) beschriebenen Weise gegeneinander wirken ließen.

Dagegen wurden in einem Luftstrom, und wenn Luft aus dem Glaszylinder in die Erde diffundierte, keine Wurzelreaktionen beobachtet.

Sobald jedoch die Erde resp. Sägespäne nicht gleichmäßig feucht waren, trat noch ein anderer Faktor, die hydrotropische Reizung, hinzu, und es ergaben sich somit kombinierte Effekte dieser und der chemischen Reizung.

Tatsächlich überwog der Aerotropismus den Hydrotropismus in Erde, die nach außen trockner wurde. Die Wurzeln krümmten sich nach der trockneren Erde, sogar bis an die Oberfläche, wenn dafür gesorgt war, daß einseitig Luftsauerstoff auf diese einwirken konnte. Diese Krümmung wird offenbar durch Sauerstoffreizung verursacht, denn dieselbe trat auch dann ein, wenn sich die Wurzel bei einseitigem Luftzutritt in gleichmäßig feuchter Erde resp. Säge-

spänen befanden, und eine geräumige, dampfgesättigte Glocke darüber gesetzt wurde. Wenn aber dafür gesorgt war, daß in Erde resp. Sägespänen der Sauerstoffgehalt von innen nach außen abnahm, so traten dabei Wurzelkrümmungen nach innen ein.

Ich beschränke mich darauf, nur einige der ausgeführten Versuche mitzuteilen, die alle ein dem Gesagten entsprechendes Resultat gaben.

Um einen Abfall der Feuchtigkeit von innen nach außen zu erhalten, wurde trockne Erde in einen Drahtkorb gebracht, und in der Mitte dieses ein durchlochter Blechzylinder eingebettet, der mit nasser Erde gefüllt war. In diesem Falle krümmten sich die um den inneren Blechzylinder aufgestellten Wurzeln nach außen, obgleich sie sich bei dieser Bewegung in die trocknere Erde zu begeben hatten.

Ferner operierte ich mit einem rechteckigen Kasten, dessen beide Breitseiten mit Glasplatten und dessen beide Schmalseiten mit Eisendrahtnetz verschlossen waren. In diesem Kasten wurde durch entsprechendes Einfüllen von feuchter und trockener Erde ein Feuchtigkeitsabfall hergestellt. Dieser wurde dann dadurch dauernd erhalten, daß gegenüber dem einen Drahtnetze feuchtgehaltenes Papier, gegenüber dem Drahtnetz auf der opponierten Schmalseite ein Gefäß mit Chlorcalcium aufgestellt wurde. Die in die Erde eingepflanzten Wurzeln krümmten sich, dem Zutritt der Luft folgend, sowohl nach der einen, wie nach der anderen Drahtseite, also sowohl nach der feuchteren als nach der trockneren Erde.

Daß die tropistische Reizung durch Sauerstoff maßgebend ist, geht aber noch aus folgendem hervor:

Bringt man nämlich in das Innere der Erde einen durchlochten Blechzylinder und leitet in diesen Sauerstoff, so erfolgt eine Krümmung nach dem Blechzylinder hin, gleichviel, ob die Wurzeln sich dabei in die feuchtere oder trocknere Erde begeben müssen.

Analoge Resultate wurden mit Kohlensäure erhalten, d. h. wenn Kohlensäure einseitig zutrat, stellte sich je nach der Intensität der Kohlensäurewirkung eine gegen die Kohlensäure gerichtete oder von dieser abgewendete Krümmung ein.

Nach alledem wird also der Hydrotropismus ziemlich leicht durch die chemotropischen (aerotropischen) Reizungen überwogen. Andere Reizungen kommen bei den angedeuteten Versuchsanstellungen nicht in Betracht; denn die Wasserströmung, die etwa durch Transpiration im Boden erzielt wird, ist zu gering, um Rheo-

tropismus zu erzielen. Zudem reagieren im Boden in der besagten Weise alle Wurzeln, auch solche, denen die rheotropische Sensibilität[1]) abgeht.

Bei dem Überwiegen des Chemotropismus ist es auch verständlich, daß intakte und dekapitierte Wurzeln in Erde in ähnlicher Weise reagieren, obgleich mit der Entfernung der Wurzelspitze die hydrotropische Reizung aufgehoben ist.

F. Hauptresultate.

Die Wurzeln von Keimpflanzen werden durch die verschiedensten Stoffe bei inäqualer Verteilung in Wasser zu tropistischen Krümmungen veranlaßt.

Es handelt sich hierbei um eine chemotropische Reizwirkung. Denn wenn auch (abgesehen von Sauerstoff und Kohlensäure) alle genügend löslichen Stoffe Reaktionen hervorriefen, so steht die Reizwirkung der Stoffe doch in keinem Verhältnis zur osmotischen Leistung derselben. Vielmehr wird die Reizung bei manchen Körpern schon durch sehr geringe, bei andern erst durch ansehnliche Mengen hervorgebracht. Soviel geht aus den mitgeteilten Versuchen sicher hervor, obgleich die Reizschwelle nicht exakt bestimmt wurde.

Durch alle Stoffe wird positiver Chemotropismus hervorgerufen. Mit einer Steigerung der Konzentration tritt aber bei vielen Stoffen negativer Chemotropismus auf.

Die Wurzeln reagieren ebenfalls chemotropisch, wenn in dampfgesättigter Luft Kohlensäure, Sauerstoff, sowie die Dämpfe verschiedener flüchtiger Stoffe in inäqualer Verteilung auf sie einwirken. Auch in diesem Falle wird durch manche Stoffe bei höherer Dichte der positive Chemotropismus in negativen Chemotropismus verwandelt.

Bei Sprossen von Blütenpflanzen wird zwar nicht durch Sauerstoff und Kohlensäure, wohl aber durch die Dämpfe verschiedener Stoffe Chemotropismus hervorgerufen. Dagegen konnte bei den Sporangienträgern von *Phycomyces* weder durch Gase noch durch Dämpfe eine chemotropische Reaktion erhalten werden. Sowohl bei Wurzeln, als auch bei Sprossen konnte im dampfgesättigten Raume durch den einseitigen Anprall eines dampfgesättigten Luft-

---

1) Newcombe, Annals of Botany 1902, Bd. 16, p. 429. Desgl. Botan. Gazette 1902, Bd. 33, p. 177.

stromes keine Krümmungsreaktion ausgelöst werden, die aber bei nicht völlig dampfgesättigter Luft infolge der hydrotropischen Reizung eintritt.

Auch bei den in Erde befindlichen Wurzeln vermag eine chemotropische Reizung durch inäquale Verteilung von Sauerstoff usw. die hydrotropische Reizung leicht derart zu überwinden, daß sich die Wurzel nach dem trockneren Boden krümmt.

Alle geprüften Wurzeln führen nach dem Dekapitieren der Wurzelspitze noch chemotropische Reizkrümmungen im Wasser und in der Luft aus.

Die diesen Ausführungen zugrunde liegenden Versuche wurden im Botanischen Institut zu Leipzig ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Professor Dr. Pfeffer, sowie Herrn Privatdozent Dr. Nathansohn für die vielfachen Anregungen und die stete Unterstützung, welche die genannten Herren mir während des Verlaufes meiner Arbeit zuteil werden ließen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band XLI.



E. Strasburger del.



Taf. I.
6.
7.
14.
8.
13.
18b
18a
21b
21a
20.
21c




22a
22b
23a
23b
25
27.
28.
29

Taf. II.

24

26

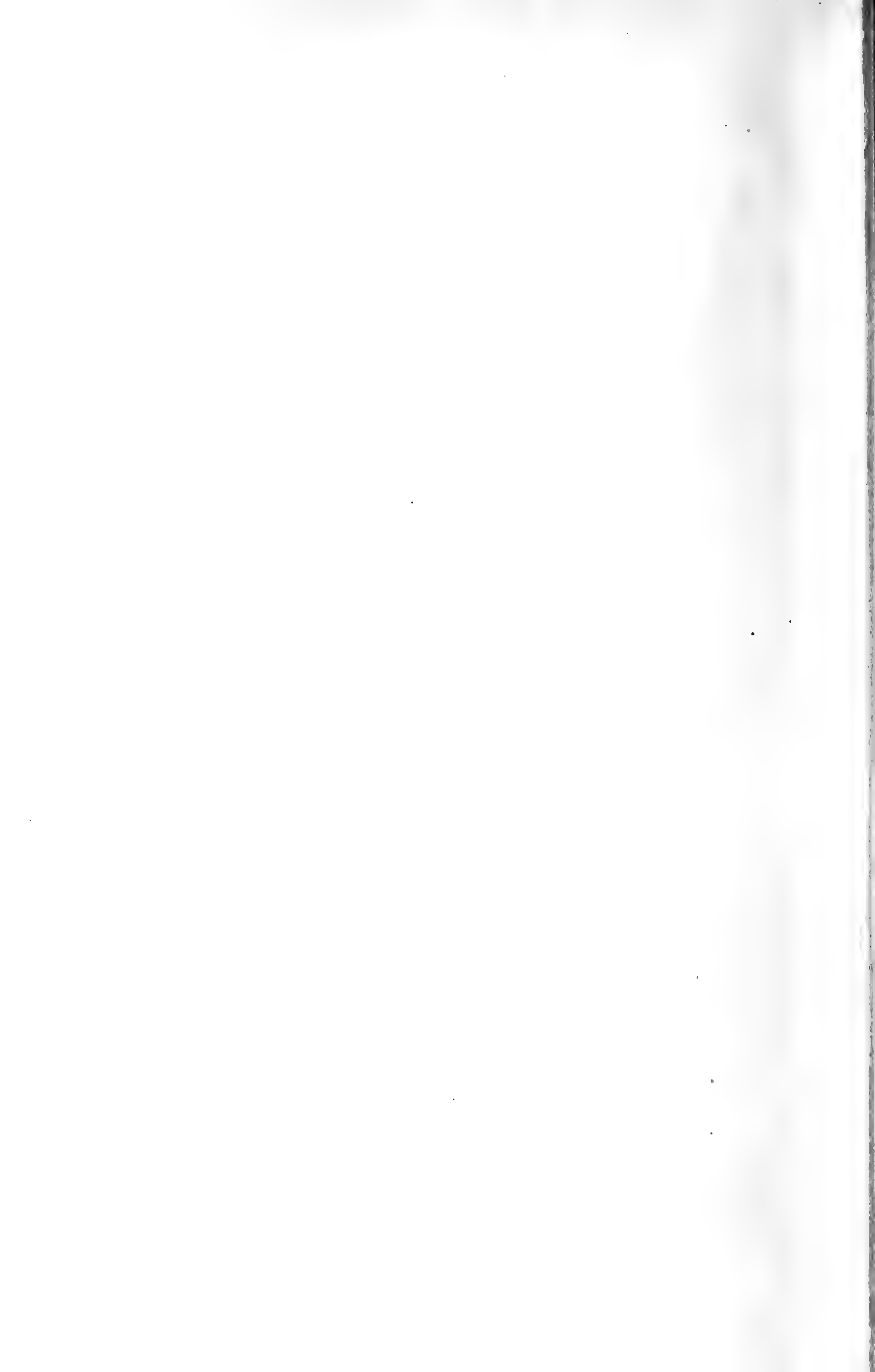
29a

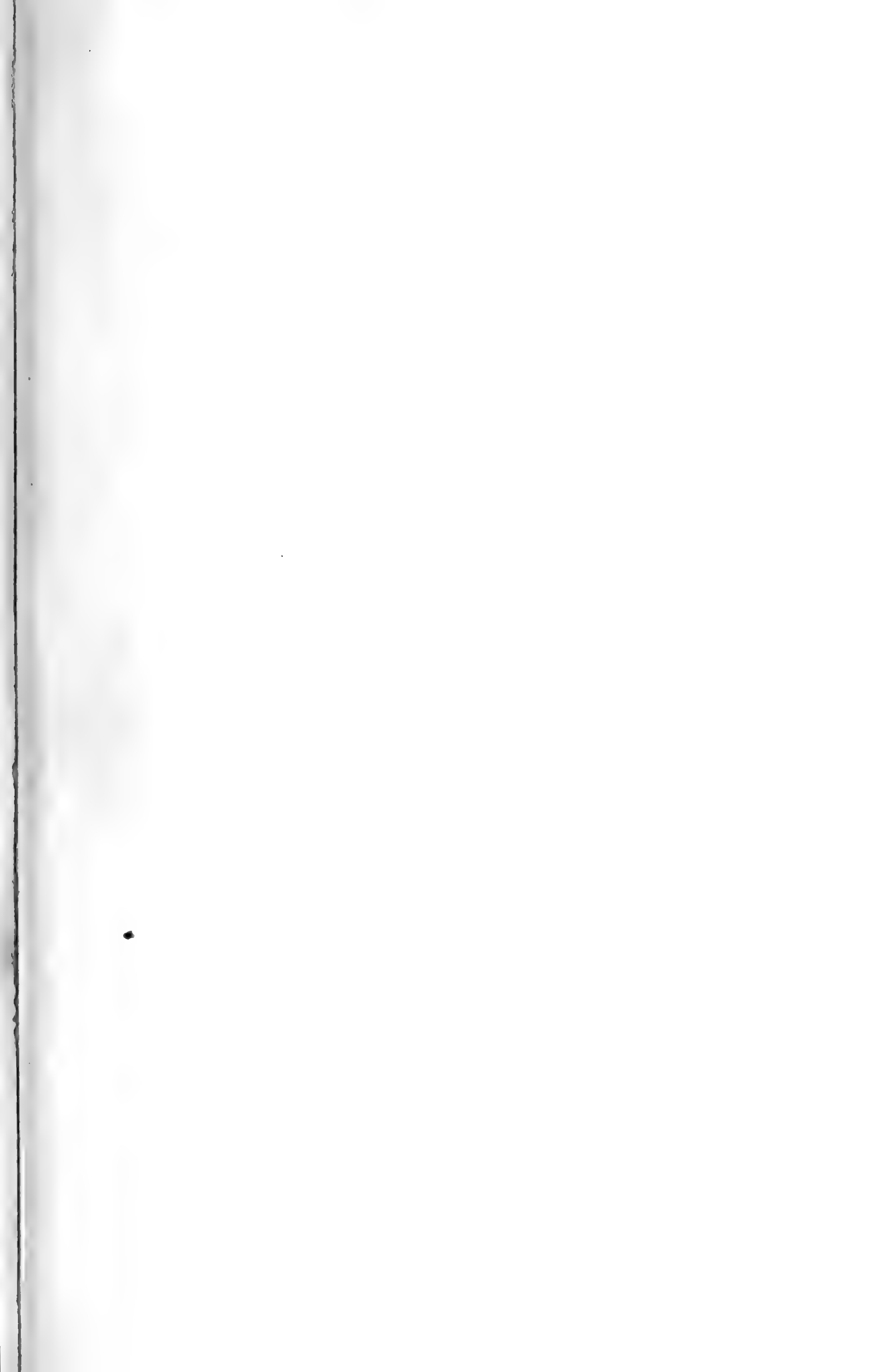
29b

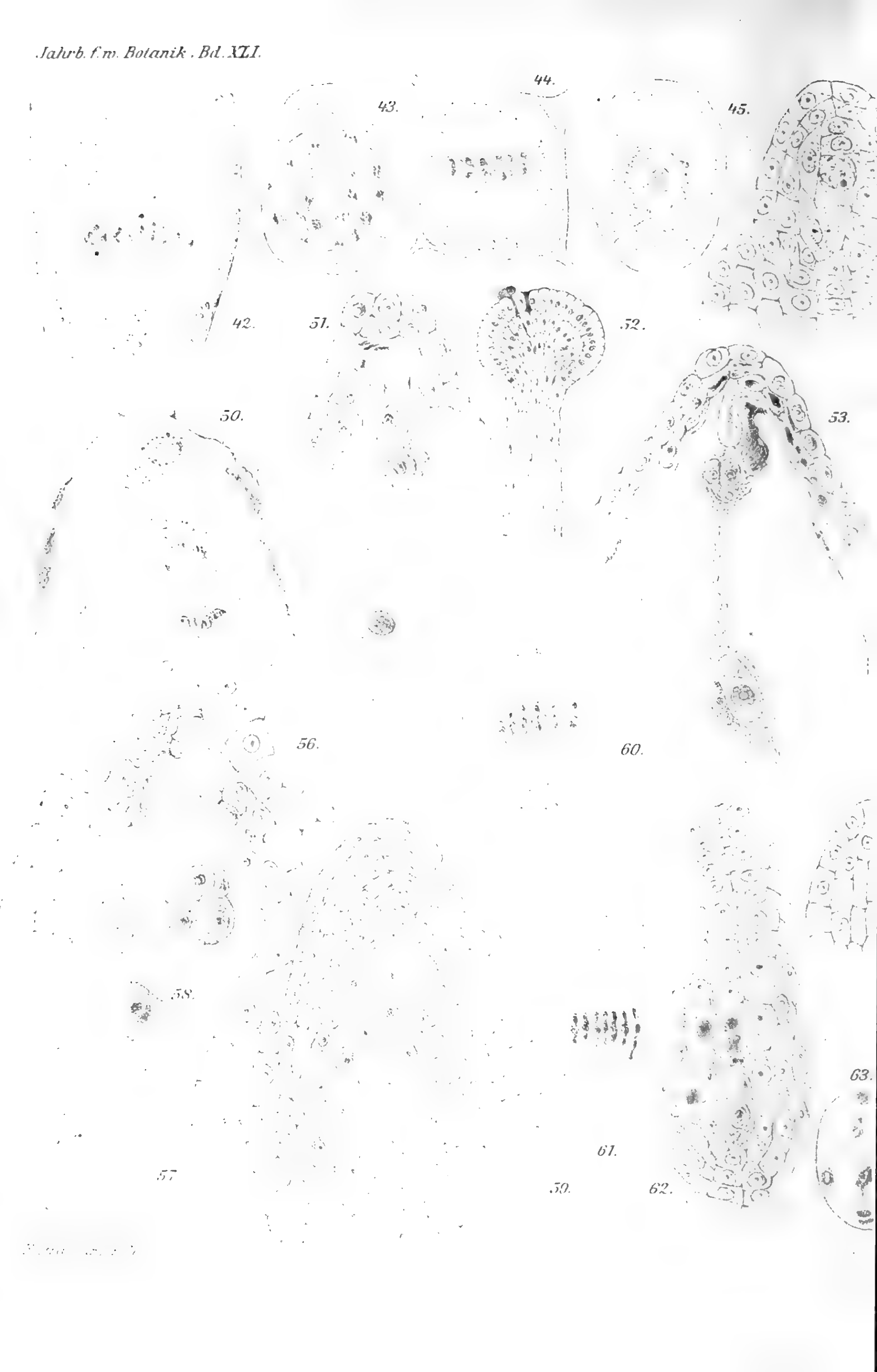



30b
34b
31.
30a
34a
35.
36.
37.


33.
38b
38c
39.
40.
41a
41b





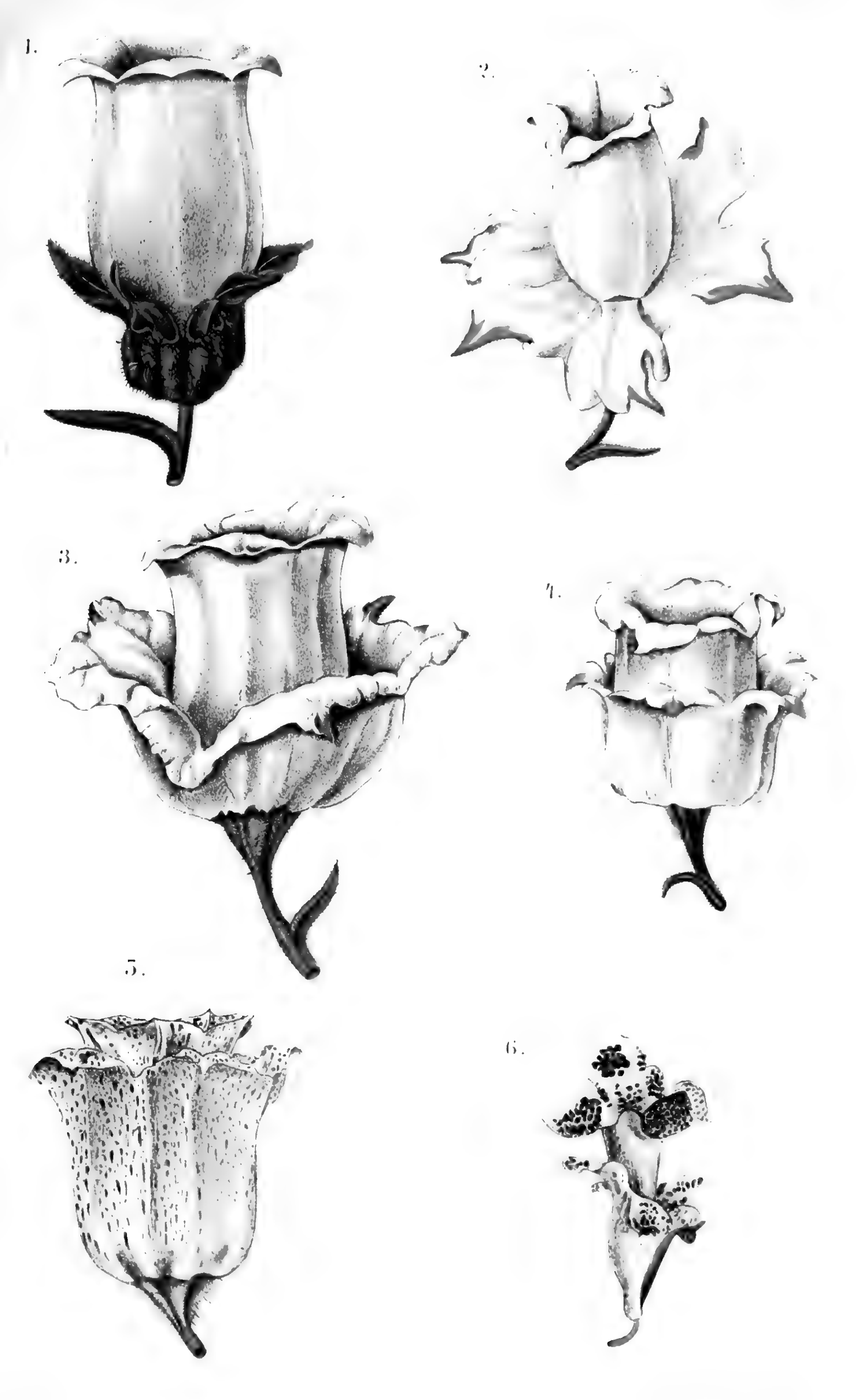


43.
44.
45.
42.
51.
52.
50.
53.
56.
60.
58.
63.
61.
57.
59.
62.



E. Laue lith. Inst. Berlin




1.
2.
3.
4.
5.
6.

